ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 89

7

ИЮЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

УДК 581.33(582.542.2)

© В. Ф. Тарасевич,[1] П. И. Токарев [2]

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *SCLERIOIDEAE* В СВЯЗИ С ЕГО ОБЪЕМОМ И ПОЛОЖЕНИЕМ В СЕМЕЙСТВЕ *CYPERACEAE*

V. F. TARASEVICH, P. I. TOKAREV. POLLEN MORPHOLOGY OF THE SUBFAMILY *SCLERIOIDEAE* IN THE CONNECTION OF ITS VOLUME AND POSITION IN *CYPERACEAE*

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Ленинские горы

Поступила 09.12.2003
Окончательный вариант получен 27.01.2004

С помощью СМ, СЭМ и ТЭМ изучена пыльца представителей 4 триб, входящих в подсем. *Sclerioideae*: *Cryptangieae* (роды *Lagenocarpus* и *Cephalocarpus*), *Trilepideae* (роды *Coleochloa* и *Microdracoides*), *Sclerieae* (единственный род *Scleria*), *Bisboeckelereae* (роды *Becquerelia*, *Diplacrum*, *Bisboeckelera* и *Calyptrocarya*).

Исследование показало, что в трибе *Cryptangieae* роды *Lagenocarpus* и *Cephalocarpus* проявляют сходство в размерах, форме пыльцевых зерен, скульптуре и очертании апертур. В трибе *Bisboeckelereae* своеобразное строение имеет пыльца рода *Becquerelia*, обладающая мелкими размерами и крупнобугорчатой скульптурой экзины, довольно редко наблюдаемой в сем. *Cyperaceae*.

Особое место в подсем. *Sclerioideae* занимает триба *Trilepideae*, в которой роды *Coleochloa* и *Microdracoides* обладают оригинальным типом апертуры, расположенной на широком конце зерна, а также особенностями ультратонкого строения слоев, слагающих экзину. Эти особенности свидетельствуют о специализированности трибы.

Полученные палинологические данные позволяют оценить объем подсем. *Sclerioideae*, взаимоотношения входящих в него таксонов и положение в сем. *Cyperaceae*. Результаты исследования не подтверждают включение триб *Sclerieae* и *Lagenocarpeae* в подсем. *Mapanioideae* (Koyama, 1969). Представители последнего имеют обычные пыльцевые зерна — монады, тогда как пыльцевые зерна изученных триб и других представителей *Cyperaceae* относятся к особому типу — псевдомонаде.

В целом подсем. *Sclerioideae* неоднородно. С эволюционной точки зрения наиболее примитивной является триба *Cryptangieae*, а наиболее продвинутой — триба *Bisboeckelereae*. Триба *Trilepideae* представляет боковую линию эволюции.

Ключевые слова: пыльца, экзина, ультраструктура, морфология, систематика, эволюция, *Sclerioideae*, *Cyperaceae*.

Анализ систем сем. *Cyperaceae*, разработанных разными авторами, показывает, что изученные нами палинологически роды *Lagenocarpus*, *Cephalocarpus*, *Coleochloa*, *Microdracoides*, *Scleria*, *Becquerelia*, *Diplacrum*, *Bisboeckelera*, *Calyptrocarya* в ранних работах входили в 2 трибы — *Sclerieae* и *Lagenocarpeae*. Объем и положение этих триб трактовались по-разному. На основании строения цветков G. Bentham и J. Hooker (1883) выделяли трибы *Sclerieae* и *Lagenocarpeae* вместе с трибой *Cariceae* в группу (серию) *Diclines*, ранг которой позднее F. Pax (1886) повысил до подсем. *Caricoideae*. В составе трибы *Lagenocarpeae* (*Cryptangieae*) указывалось 5 родов: *Lagenocarpus*, *Cryptangium*, *Cephalocarpus*, *Pteroscleria*, *Ca-*

ptrocarya, а для трибы *Sclerieae* — 3 рода: *Eriospora* (*Coleochloa*), *Scleria* и *Kobresia* (Bentham. Hooker, 1883).

Принципиально иную точку зрения на положение и самостоятельность этих триб высказал Pax (1886). Он упразднил обе трибы и образовал новую трибу *Hoppieae* из двух подтриб, в одну из которых — *Hoppiinae* — вошли роды *Calyptrocarya*, *Lagenocarpus*, *Cryptangium*, *Becquerelia*, *Diplacrum* и *Hoppia*. Однако эта система не была поддержана в более поздних работах, и в новом варианте, предложенном H. Pfeiffer (1925), статус триб *Lagenocarpeae* и *Sclerieae* был восстановлен. Самостоятельность этих триб признавал и J. Hutchinson (1959). Его система *Cyperaceae* не содержит подсемейств, а состоит только из триб.

Большой вклад в изучение систематики сем. *Cyperaceae* внес T. Koyama (1965, 1966, 1967, 1969). Он переименовал трибу *Cryptangieae* в трибу *Lagenocarpeae* и объединил ее с трибами *Sclerieae* и *Mapanieae* (*Hypolytreae*) в подсем. *Mapanioideae*. Основанием для таксономической ревизии явились исследования строения листа (Koyama, 1966, 1967), особенностей строения и расположения цветков (Koyama, 1967, 1969) и особенно анатомия плодов (Koyama, 1965, 1969; Koyama, Maguire, 1965). По мнению T. Koyama и B. Maguire, плоды представителей триб *Lagenocarpeae* и *Sclerieae* в значительной степени отличаются от таковых других осоковых.

Согласно Koyama (1969), триба *Sclerieae* включает 5 родов, обитающих главным образом в тропических областях американского континента. Это *Becquerelia*, *Diplacrum*, *Bisboeckelera*, *Calyptrocarya*, *Scleria*. Триба *Lagenocarpeae* включает 9 родов, представители которых распространены в тропиках Америки и реже в тропиках Западной Африки. Это роды *Colechloa*, *Afrotrilepis*, *Trilepis*, *Microdracoides*, *Cephalocarpus*, *Everardia*, *Lagenocarpus*, *Didymandrum*, *Exochygne*.

Однако точка зрения Koyama на положение триб *Sclerieae* и *Lagenocarpeae* не нашла признания у последующих авторов. Так, T. Eiten (1976) возвращает трибы *Lagenocarpeae* и *Bisboeckelereae* (*Sclerieae*) на свое прежнее место в подсем. *Caricoideae*.

В варианте системы сем. *Cyperaceae*, опубликованной Т. В. Егоровой в «Жизни растений» (1982), признается третье подсем. *Rhynchosporoidea*, в которое включены трибы *Sclerieae* и *Lagenocarpeae* вместе с двумя другими трибами *Rhynchosporeae* и *Hypolytreae*.

Новейшие варианты системы сем. *Cyperaceae* были разработаны J. Bruhl (1995) кладистическим методом и P. Goetghebeur (1998).

Согласно последней системе изученные нами таксоны входят в подсем. *Sclerioideae*, которое включает 13 родов, распределенных по 4 трибам — *Cryptangieae*, *Trilepideae*, *Sclerieae* и *Bisboeckelereae*. Нами исследована пыльца 20 видов из 8 родов. За основу при изложении фактического материала из перечисленных триб и обсуждении положения, родственных связей и объема подсемейства нами взята система Goetghebeur (1998).

Материал и методика

Пыльца для исследования была отобрана из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Для изучения в световом микроскопе (СМ) образцы были обработаны по ацетолизной методике G. Erdtman (1952). Поверхность экзины изучалась с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Jeol SM-35. Подготовка пыльцы для исследования в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) велась по стандартной методике (глютар-осмиевая фиксация, проводка и заключение в аралдит). Ультратонкие срезы были получены на ультратоме Рейхерт, контрастировались на сеточках уранил-ацетатом и цитратом свинца. Просмотр и исследование их проводились в ТЭМ Tesla Bs-500.

Результаты исследования

Ниже приводятся описания пыльцевых зерен изученных родов и видов.

Триба *CRYPTAGIEAE*

Триба состоит из 4 родов: *Lagenocarpus*, *Didymiandrum*, *Everardia* и *Cephalocarpus*. Нами исследованы 2 из них — *Lagenocarpus* и *Cephalocarpus*.

Род *Lagenocarpus* Nees

Род представлен 70 видами,[1] произрастающими в Вест-Индии и тропической Южной Америке.

Lagenocarpus adamantinus Nees (табл. I, *1*, *2*; IV, *3*; VII, *5*, *6*; см. рисунок, *1*)

Пыльцевые зерна 5-апертурные, вытянуто-яйцевидные, пирамидальные и редко почти шаровидные, 36—43 мкм дл., 32—38 мкм шир. Верхушечная пора округлая, 8 мкм в диам., латеральные поры овальные, 10—14 мкм дл., 6—9 мкм шир., реже округлые, обычно у яйцевидных и шаровидных пыльцевых зерен, мембрана пор крупнобугорчатая. Экзина 1.3 мкм толщиной. Скульптура шипиковато-мелкобугорчатая, с микроперфорациями, бугорки невысокие, покрытые частыми шипиками, в плане выглядят как площадки.

Исследованный образец: Brasil, Serra de Espinago, 1968, H. S. Irvin, H. Maxwell, D. C. Wasshausen; N 20647.

Lagenocarpus campestris Kuntze (табл. I, *10*; IV, *5*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, яйцевидные или пирамидальные, 30—34 мкм дл., 23—27 мкм шир. Верхушечная пора округлая, 10—12 мкм в диам., латеральные поры крупные, варьируют в очертании от округлых до вытянуто-овальных, от 10 до 17 мкм дл., неотчетливые, мембрана апертур крупнобугорчатая. Экзина 1.2 мкм толщиной. Скульптура шипиковато-мелкобугорчатая, с микроперфорациями.

Исследованный образец: Brasilia, Riedal; N 1824.

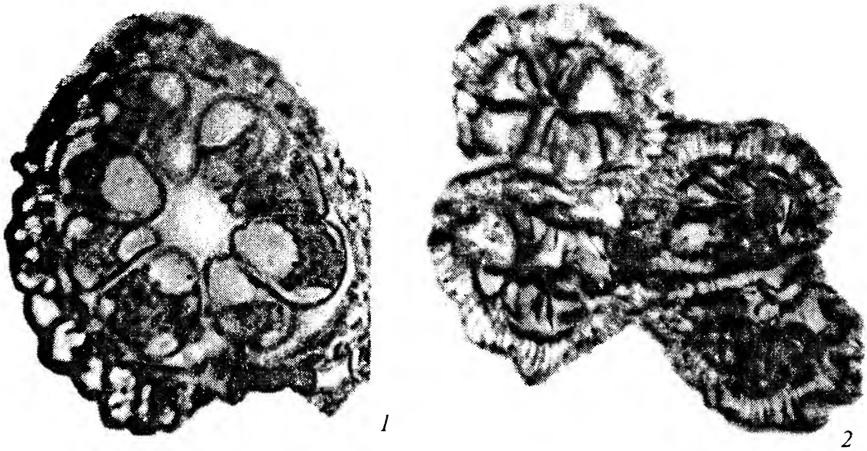
Примечание. На табл. IV, *5* приведено изображение пыльцевого зерна, полученное в СЭМ, на котором видна пирамидальная форма с отчетливыми ребрами, отделяющими грани друг от друга.

Lagenocarpus ciliatus (Boech) H. Pfeiff. (табл. I, *5*—*9*; IV, *2*).

Пыльцевые зерна 5-апертурные, вытянуто-яйцевидные или пирамидальные, (26.5)32.5—40 мкм дл., 22—26.5 мкм шир. Верхушечная пора округлая, плохо различимая, некрупная, около 4.5—6.6 мкм в диам., латеральные апертуры крупные, довольно отчетливые, варьируют в очертании от овальных до узких, длинных, бороздовидных, 8—19 мкм дл., 3.1—6.6 мкм шир. Мембрана борозд бугорчатая, бугор-

---

[1] Число видов в родах приводится по: T. Wielgorskaya (1995) и Goetghebeur (1998).



Поперечные срезы через пыльник.
1 — Lagenocarpus adamantinus, 2 — Microdracoides squamosus.

ки одиночные, рыхло расположенные или соединяющиеся друг с другом, разного размера. Экзина 1.2 мкм толщиной. Скульптура мелкобугорчатая, с частыми отчетливыми перфорациями.

Исследованный образец: Южная Америка, in glareosis subhumidis Ida, nov. 1824, Riedel; N 1018.

Примечание. В препарате обнаружено 2 типа пыльцевых зерен, различающихся скульптурой поверхности. 1-й тип имеет обычную, широко распространенную в семействе осоковых, мелкобугорчатую с перфорациями скульптуру (табл. I, *5—7*; IV, *2*). Он преобладает в препаратах. 2-й тип встречается реже и имеет крупнобугорчатую скульптуру, которая особенно отчетливо выражена на поверхности узкого конца пыльцевого зерна (табл. I, *8*, *9*). Обсуждение типов дается ниже.

Lagenocarpus minarum (Boeck) Kuntze (табл. I, *3*, *4*; IV, *4*, *6*)

Пыльцевые зерна 5-, редко 6-апертурные, вытянуто-яйцевидные или пирамидальные, 33.5—41 мкм дл., 26—30.5 мкм шир. Верхушечная пора округлая, некрупная, 5.5—6.3 мкм в диам., латеральные апертуры крупные, довольно отчетливые, варьируют в очертании от овальных до длинных бороздовидных, 8—19 мкм дл., 3.1—6.6 мкм шир. Мембрана борозд крупнобугорчатая, при ацетолизе может частично или целиком теряться. Экзина 1.2 мкм толщиной. Скульптура мелкобугорчатая, с частыми перфорациями и шипиками.

Исследованный образец: Южная Америка, in umbrosis sylvaticus Itacolimi, Aug. 1824, Riedel; N 413.

Lagenocarpus rigidus Nees (табл. IV, *7*, *8*)

Пыльцевые зерна 5-апертурные, вытянуто-яйцевидные или пирамидальные, 33.5—41 мкм дл., 26—30.5 мкм шир. Верхушечная пора округлая, некрупная, 5.5—6.3 мкм в диам., латеральные крупные, довольно отчетливые, варьируют в очертании от овальных до длинных бороздовидных, 8—19 мкм дл., 3.1—6.6 мкм шир. Мембрана борозд бугорчатая, в плане площадочная, при ацетолизе может частично или целиком теряться. Экзина 1.2 мкм толщиной. Скульптура мелкобугорчатая, с частыми перфорациями и слабо заметными шипиками.

Исследованный образец: Южная Америка, Glazion; N 17875 (Herb Eug. Warming).

Род **CEPHALOCARPUS** Nees

Род представлен 3—7 видами, произрастающими в тропиках Южной Америки.

Cephalocarpus dracaenula Nees (табл. I, *11*, *12*; IV, *1*; V, *2*, *3*; VII, *4*, *7*)

Пыльцевые зерна 5-апертурные, вытянуто-яйцевидные или пирамидальные, 30—34 мкм дл., 26—28 мкм шир. Верхушечная пора 5—7 мкм в диам., латеральные варьируют от округлых около 6 мкм в дим. до овальных, длинных, напоминающих борозды, 8—10 мкм дл., 3—4 мкм шир. Мембрана состоит из разноразмерных округлых и овальных бугорков. Экзина тонкая, 0.9 мкм толщиной. Скульптура шипиковато-бугорчатая, бугорки довольно крупные, отчетливые, отделенные друг от друга извилистыми канавками, шипики частые.

Исследованный образец: Colombia, Amazonas, May 2 1952, R. E. Schultes, I. Cabrera; N 16305.

Триба ***TRILEPIDEAE***

Род **MICRODRACOIDES** Hua

Представлен единственным видом, произрастающим в Африке.

Microdracoides squamosus Hua (табл. I, *14—16*; V, *4—6*; VII, *1—3*; см. рисунок, *2*)

Пыльцевые зерна 1-поровые, яйцевидные или почти шаровидные, 28—33 мкм дл., 26—31 мкм шир. Верхушечная пора четко очерченная, округлая или слегка овальная, напоминающая пору злаков. Отверстие 4—5.1 мкм в диам. со слегка волнистым краем, ободок 2.1 мкм шир. Экзина 1.2 мкм толщиной, у поры утолщается до 2.2 мкм. Скульптура шипиковато-бугорчатая, бугры отчетливые, довольно крупные, разноразмерные, соединяющиеся между собой, поверхность их покрыта очень мелкими бугорками. Видны отдельные перфорации между буграми.

Исследованный образец: Французская Гвиана (Киндия), 1954, Л. А. Куприянова, Н. Серебряков, В. Шишкин.

Примечание. Латеральные апертуры не обнаружены.

Род **COLEOCHLOA** Gilly

В роде насчитывается 7 видов, обитающих в Африке и на Мадагаскаре.

Coleochloa abyssinica (Hochst. ex A. Rich.) Gilly (табл. I, *13*, *17*; V, *7*, *8*)

Пыльцевые зерна 1-поровые, яйцевидные и вытянуто-яйцевидные, крупные, 38—46 мкм дл., 32—39 мкм шир. Верхушечная пора крупная, округлая, четко очерченная с широким ободком, похожая на пору злаков, как и у представителя предыдущего рода *Microdracoides*. Диаметр поры с ободком 10.1—12 мкм. Отверстие поры округлое в очертании, с мелкозазубренным краем, 3.5—4.2 мкм в диам. Экзина 1.2 мкм, у поры утолщается до 2.8 мкм. Скульптура отчетливо мелкошипиковатая.

Исследованный образец: Abyssinie, M. W. Schimper; N 690.

Примечание. Латеральные апертуры не обнаружены.

Триба *SCLERIEAE*

Триба монотипная, единственный самый крупный в подсемействе род *Scleria* включает около 200—250 видов, произрастающих в тропических, субтропических и теплоумеренных (Япония, Северная Америка) областях.

Род **SCLERIA** Berg.

Scleria arundinacea Kunth (табл. II, *4—6*; III, *8*, *11*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, яйцевидные или шаровидные, крупные, (35)40—45 мкм в диам. Верхушечная пора крупная, четкая, 13—18 мкм в диам., боковые округлые, разных размеров, от 4 до 9 мкм в диам., слабо заметные из-за плохой выраженности их границ. Расположение пор у яйцевидных зерен часто беспорядочное. Экзина 1.4 мкм толщиной. Скульптура перфорированно-мелкобугорчатая, перфорации и бугорки мелкие, многочисленные.

Исследованный образец: Южная Америка, hab. in umbrosis pr. Unè, Aug. 1826, Riedel.

Scleria barteri Boeck. (табл. III, *3*, *9*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, яйцевидные или шаровидные, крупные, (32)34—40 мкм в диам. Поры слабо заметные, беспорядочно расположенные, чаще округлые, около 11.5 мкм в диам. или овальные, покрытые крупнобугорчатой мембраной. Экзина 1.1 мкм толщиной. Скульптура перфорированно-мелкобугорчатая.

Исследованный образец: Kamerun, 1890—1894, Zenker et Staudt; N 423.

Примечание. Пыльцевые зерна этого вида имеют признаки весьма сходные с предыдущим видом *Scleria arundinacea*, отличаясь более мелкими размерами.

Scleria caricina Benth. (табл. II, *1*, *2*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, широкояйцевидные или яйцевидные, реже шаровидные, крупные, 30.5—38 мкм в диам. Верхушечная пора некрупная, 3.8—5.3 мкм, покрытая мембраной, которая частично или полностью может быть утрачена при ацетолизе. Боковые поры слабо заметные, округлые, крупные, 10—11.5 мкм в диам. Экзина 1.2 мкм толщиной. Скульптура мелкошипиковато-перфорированная.

Исследованный образец: Tenasserim, Andamans, (Herb. Helfer), 1862—1863; N 6114.

Scleria reticularis Michx. (табл. II, *3*; III, *1*, *2*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, широкояйцевидные, реже яйцевидные, 30—33 мкм дл., 32—35 мкм шир. Верхушечная пора некрупная, 4.1—6.2 мкм, покрытая мембраной, которая частично теряется при ацетолизе. Боковые поры слабо заметные, округлые, 7.1—10.0 мкм в диам., покрыты площадочной мембраной. Экзина 1.0 мкм толщиной. Скульптура шипиковато-перфорированная.

Исследованные образцы: Florida, Geo V. Nash, July 16—31 1894; N 1339. Carolina, 1807, D. Bosc.

Триба *BISBOECKELEREAE*

Триба включает 4 рода: *Becquerelia*, *Diplacrum*, *Bisboeckelera* и *Calyptrocarya*.

Род **BECQUERELIA** Brongn.

Becquerelia sp. (табл. II, *10*, *11*; VI, *3*, *4*)

Род представлен 5—10 видами, произрастающими в тропиках Центральной и Южной Америки.

Пыльцевые зерна 5-поровые, яйцевидные или почти шаровидные, мелкие, 17—23.5 мкм в диам. Верхушечная пора округлая, 5 мкм в диам., боковые апертуры плохо различимы в световом микроскопе, но выявляются в СЭМ, 4—5 мкм в диам. Экзина 1.5 мкм толщиной. Скульптура шипиковато-бугорчатая, бугры крупные, разных очертаний, покрытые мелкими шипиками и редкими перфорациями, соединяющиеся друг с другом.

Исследованный образец: Peru, San Martin, 1946, R. Ferreyra; N 1020.

Род **DIPLACRUM** R. Br.

Представлен 6—7 видами, произрастающими в Японии, на о-ве Тайвань (Wielgorskaya, 1995), в Индии и на Амазонке (Goetghebeur, 1998).

Diplacrum caricinum R. Br. (табл. II, *14—16*; VI, *5*, *6*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, шаровидные или яйцевидные, 28 мкм дл., 24—26 мкм шир. Верхушечная пора плохо видна, крупная, округлая в очертании, около 9 мкм в диам. Боковые апертуры крупные, продолговатые, 11—15 мкм дл., 6—7 мкм шир. или округлые, четко выраженные. Экзина 1.3 мкм толщ. Мембрана апертур крупнобугорчатая. Бугорки округлые, отдельно стоящие или иногда соединяющиеся. Скульптура мелкобугорчатая, бугорки в плане округлые, частые, равномерно расположенные.

Исследованный образец: India, Hassan distict, Myosore, 1971, D. H. Nicolson et al.

Примечание. В образце преобладают шаровидные пыльцевые зерна с порами разной величины и разных очертаний, от округлых до продолговатых, очень крупных.

Diplacrum longifolium C. B. Clarke (табл. II, *12*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, яйцевидные или шаровидные, 37—40 мкм дл., 32 мкм шир. Все поры мелкие, боковые плохо выражены, граница их нечеткая, в очертании округлые, реже слегка овальные, около 5—6 мкм в диам. Верхушечная пора 5 мкм в диам. Скульптура мелкобугорчатая.

Исследованный образец: Rio Atabapo, Rio Orinoco Amazonas, October 18 1950, B. Maguire; N 29275.

Род **BISBOECKELERA** Kuntze

Род включает 4—8 видов, произрастающих в Южной Америке.

Bisboeckelera bicolor C. B. Clarke (табл. II, *13*, *17*; VI, *1*, *2*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, яйцевидные или шаровидные, 37—40 мкм дл., 31—34 мкм шир. Поры слабо заметные, крупные, разных очертаний, беспорядочно расположенные по поверхности. Экзина 1.3 мкм. Скульптура шипиковатая, с редкими перфорациями. Иногда намечается слабая бугорчатость. Мембрана апертур покрыта крупными округлыми бугорками более или менее одинаковой величины.

Исследованный образец: Brasilia, Riedal, 1821.

Примечание. У яйцевидных зерен наблюдается беспорядочное расположение апертур, подобно тому как у шаровидных.

Bisboeckelera irrigua Kuntze (табл. II, *7—9*; III, *10*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, яйцевидные или шаровидные, 36—40 мкм дл., 33 мкм шир. Верхушечная пора крупная, округлая, 7—9 мкм в диам., боковые поры слабо различимые. Экзина тонкая, 0.9 мкм толщиной. Мембрана пор скульптирована плотно прижатыми друг к другу шаровидными образованиями разных размеров. Скульптура перфорированно-мелкошиповатая, перфорации редкие.

Исследованный образец: Amazonas, Colombiana Saratama, 1951, R. E. Schultes, I. Cabrera; N 12762.

Род **CALYPTOCARYA** Nees

Род представлен 7 видами, обитающими в тропической Америке.

Calyptrocarya monocephala Hochst. (табл. III, *4*, *5*; VI, *7*, *8*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, шаровидные, 27—32 мкм в диам. Поры некрупные, около 3—4.5 мкм в диам., неясно отграниченные от остальной поверхности, покрытые бугорчатой мембраной. Бугорки плотно прижатые друг к другу. Экзина 1.5 мкм толщиной. Скульптура слабо бугорчатая, с мелкими шипиками и редкими перфорациями.

Исследованный образец: Surinam, Colombiana Saratama, 1844, Kappler; N 1423.

Calyptrocarya glomeratula Urb. (табл. III, *6*, *7*)

Пыльцевые зерна 5-поровые, шаровидные, мелкие, 24—33.5 мкм в диам. Поры некрупные, около 3 мкм в диам., неясные, покрытые бугорчатой мембраной. Бугорки мелкие. Экзина 1.3 мкм толщиной. Скульптура слегка бугорчатая, с частыми более или менее одинаковыми перфорациями.

Исследованный образец: Columbia, March 17 1939, E. P. Killip; N 34257.

Обсуждение результатов

Анализ полученного материала показывает, что пыльцевые зерна описанных выше видов являются псевдомонадами, в отличие от обычных монад. Об этом свидетельствует не только форма, но и расположение их в пыльниках, что видно на поперечных срезах двух видов из разных родов осоковых — *Lagenocarpus adamantinus* (рис. *1*) и *Microdracoides squamosus* (рис. *2*).

Как было показано ранее (Hyunh, 1975; Тарасевич, 1992, Kirpes et al., 1996), характерной особенностью псевдомонад является расположение их в пыльнике и форма пыльцевого зерна — яйцевидная или пирамидальная. Псевдомонады в виде однослойного цилиндра, выстилают стенку пыльника, при этом широкий конец пыльцевого зерна обращен наружу, а узкий к центру пыльника. Исследованные пыльцевые зерна представителей *Scleroideae* по форме яйцевидные, пирамидальные или реже шаровидные, 5-поровые; 1 пора (верхушечная) расположена на широком конце пыльцевого зерна, а остальные 4 — боковые или латеральные. Верхушечная пора обычно хорошо различима, латеральные поры иногда слабо очерчены и поэтому рассмотреть и измерить их в СМ оказывается сложно и в этом случае помощь может оказать изучение в СЭМ.

Среди исследованных родов 2 (*Cephalocarpus* и *Lagenocarpus*) принадлежат трибе *Cryptangieae*, 2 (*Coleochloa* и *Microdracoides*) — трибе *Trilepideae*, род *Scleria* входит в монотипную трибу *Sclerieae* и 4 рода (*Becquerelia*, *Diplacrum*, *Bisboeckelera*, *Calyptrocarya*), относятся к трибе *Bisboeckelereae*.

Роды по морфологии пыльцы характеризуются определенным комплексом признаков. В целом пыльцевые зерна значительно варьируют в размерах. Самыми мелкими размерами выделяется *Becquerelia* sp. (17—23 мкм). Средние размеры имеют пыльцевые зерна *Diplacrum caricinum* (26—28 × 24—26 мкм), *Microdracoides squamosus* (23—33 × 26—31 мкм), *Cryptangium campestre* (30—34 × 23—27 мкм). Пыльцевые зерна остальных представителей имеют более крупные размеры. Скульптура поверхности экзины варьирует от мелко- до крупнобугорчатой с шипиками и перфорациями, у некоторых родов она довольно сходная (*Scleria barteri* и *S. arundinacea*).

Ультратонкие срезы, выполненные для родов *Lagenocarpus*, *Coleochloa*, *Microdracoides* и *Cephalocarpus* выявили тектатно-колумеллятную экзину (табл. V, *7*; VII, *1*—*7*). Для нее характерен толстый тектум, с редкими или более частыми перфорациями, а также отчетливыми шипиками. Колумеллы у *Cephalocarpus* более или менее прямые, одинаковые по толщине, тогда как у *Lagenocarpus* и *Microdracoides* сильно суженные в верхней части на границе с тектумом. Подстилающий слой у *Lagenocarpus* и *Cephalocarpus* образован расширенными основаниями колумелл, примыкающими друг к другу. При этом у *Lagenocarpus* в некоторых местах наблюдается его прерывистость. Для обоих родов характерна очень тонкая, непрерывная эндэкзина в виде ламеллы, огибающей основания колумелл (табл. VII, *5*, *6*).

Особенности общей морфологии пыльцевых зерен и ультраструктуры слоев экзины позволяют говорить о неоднородности подсем. *Sclerioideae*.

Среди родов, рассматриваемых в настоящей статье, отличительными особенностями в общей морфологии пыльцевых зерен обладают представители трибы *Trilepideae*: западноафриканский эндемик, монотипный род — *Microdracoides*, представленный *M. squamous*, и *Coleochloa abyssinica*. Они имеют необычное строение верхушечной поры, которое их сближает между собой и отличает от других осоковых, обсуждаемых в этой статье и описанных в литературе (Woudhouse, 1935; Куприянова, 1948; Erdtman, 1952; Cranwell, 1953; Heusser, 1971; Тарасевич, 1983, 1984, 1992; Fernandez, 1987 и др.). Верхушечная пора у осоковых обычно покрыта мембраной, скульптированной эктэкзинными элементами в виде бугорков, зернышек, площадок различных размеров и очертаний. На широком конце пыльцевого зерна *Microdracoides* и *Coleochloa* имеется крупная, округлая пора около 4—5.5 мкм в диам. Отверстие ее с четко очерченным краем окружено ободком, образованным за счет утолщения экзины (табл. I, *13*, *16*). Пора не имеет мембраны в противоположность другим осоковым. По своему строению, а именно наличию ободка, она весьма напоминает пору злаков. Однако пора пыльцевых зерен злаков в естественном состоянии всегда имеет оперкулум, закрывающий ее отверстие, который часто, хотя и не всегда, сохраняется после ацетолизной обработки (Тарасевич, 1983). В поре *Microdracoides* подобного оперкулума мы не наблюдали. Для пыльцевых зерен этого рода характерна сравнительно сглаженно-крупнобугорчатая скульптура (табл. V, *4*—*6*; VII, *2*), при этом поверхность крупных бугорков равномерно усеяна микрошипиками.

Своеобразие наблюдается и в ультраструктуре экзины у *Microdracoides* (табл. VII, *1—3*), которая отличается от таковой у описанных выше родов отсутствием подстилающего слоя. В результате того, что расширенные основания колумелл не соприкасаются друг с другом, они оказываются автономными и поэтому не образуют непрерывного монолитного слоя. Слой эндэкзины характеризуется сильно выраженной прерывистостью.

Все эти особенности в строении пыльцевых зерен, выявленные в процессе изучения их в СМ, СЭМ и ТЭМ, свидетельствуют о правильности помещения исследованных родов *Coleochloa* и *Microdracoides* в самостоятельную трибу *Trilepideae* (Goetghebeur, 1998). Наличие оригинальной верхушечной поры, отличающейся от таковой других осоковых, а также отсутствие подстилающего слоя характеризуют пыльцу представителей трибы *Trilepideae* как наиболее специализированную в подсемействе.

Триба *Cryptangieae* по палинологическим данным представляется довольно однородной. Исследованные нами *Cephalocarpus dracaenula* и 4 вида *Lagenocarpus* характеризуются пыльцевыми зернами вытянуто-яйцевидной и пирамидальной формы. Для них характерны сходные по очертанию чаще овальные или бороздовидные латеральные апертуры.

Триба *Sclerieae* представлена единственным родом *Scleria*, самым крупным в подсем. *Sclerioideae*, насчитывающим 250 видов. Изученные нами 4 вида характеризуются яйцевидными, широкояйцевидными, реже шаровидными пыльцевыми зернами с округлыми или несколько овальными поровыми апертурами.

Триба *Bisboeckelereae* по своему положению в системе подсем. *Sclerioideae* является наиболее продвинутой. 4 рода, входящие в ее состав, имеют сходную по форме яйцевидную и шаровидную пыльцу. Изученные 2 вида тропического рода *Diplacrum* — *D. longifolium* и *D. caricinum* происходят из разных географических районов — из Америки и Индии. Пыльца этих видов отличается по ряду признаков. Прежде всего, по размерам, разным соотношениям в препаратах шаровидных и яйцевидных пыльцевых зерен, а также по размерам и очертанию апертур. Пыльцевые зерна *D. caricinum* имеют крупные, продолговатые или округлые, отчетливо выраженные латеральные апертуры. У *D. longifolium* апертуры представлены некрупными, округлыми или слабо овальными, неясно очерченными порами.

К особому типу принадлежит пыльца американского рода *Becquerelia*. Как уже указывалось выше, она выделяется самыми мелкими размерами по сравнению с видами из других родов, а также обладает крупнобугорчатой скульптурой, которая очень редко наблюдается среди осоковых. Из всех изученных нами ранее представителей осоковых подобная скульптура была обнаружена у видов *Fimbristylis*, *Uncinia tenuis* Poepp. ex Kunth, *Carex pendula* Huds. (Тарасевич, 1992), а также у рода *Microdracoides*, *Lagenocarpus ciliatus* (настоящая статья). На присутствие подобной крупнобугорчатой скульптуры у *Eriophorum virginicum* L. и *Scirpus criniger* A. Gray имеются указания в работе М. С. Новоселовой (1994).

Необходимо обратить внимание на то, что из всех перечисленных таксонов только для пыльцевых зерен рода *Fimbristylis* бугорчатая скульптура является характерной (Тарасевич, 1983). Пыльцевые зерна *Uncinia tenuis*, *Carex pendula*, а также *Lagenocarpus ciliatus* характеризуются 2 типами скульптуры. К 1 типу принадлежит обычная мелкобугорчатая или площадочная с перфорациями и шипиками, выявленными в СЭМ, которая присуща большей части пыльцевых зерен. Наряду с этим в одном и том же препарате встречается в меньшем количестве 2-й тип пыльцевых зерен с крупнобугорчатой скульптурой. Такой диморфизм, выраженный в скульптуре экзины, позволяет высказать предположение о гибридном происхождении этих видов. Как выше упоминалось, из всех ранее изученных нами таксонов осоковых бугорчатая скульптура наблюдалась только у 1 рода *Fimbristylis*, известного своими многочисленными видами (около 300). Этот факт позволяет предположить, что одним из родителей мог быть вид этого рода. Наряду с этим мы не исключаем и того, что крупнобугорчатая скульптура могла возникнуть независимо от гибридизации.

Данные, полученные в процессе исследования представителей 4 триб подсем. *Sclerioideae*, позволяют обсудить положение и филогенетические связи исследованных триб, а также сделать некоторые выводы, в том числе филогенетического и эволюционного характера. Система сем. *Cyperaceae*, разработанная Goetghebeur (1998), согласуется с палинологическими данными в отличие от системы Koyama (1969), в которой изученные роды включены в 2 трибы: *Sclerieae* и *Lagenocarpeae*, отнесенные к подсем. *Mapanioideae* вместе с трибой *Hypolytreae* (*Mapanieae*). Между тем представители трибы *Hypolytreae* имеют глубокие принципиальные отличия в происхождении и строении пыльцевых зерен. По происхождению они являются не псевдомонадами в отличие от представителей рассмотренного здесь подсем. *Sclerioideae* и всех остальных представителей осоковых, а обычными пыльцевыми зернами — монадами (Тарасевич, 1986, 2003). Поэтому включение в подсем. *Mapanioideae* триб *Lagenocarpeae* и *Sclerieae* с палинологической точки зрения представляется искусственным. Наши данные вполне укладываются в систему Goetghebeur (1998) и подтверждают правильность рассмотрения этих триб в подсем. *Sclerioideae* и исключения из этого круга родства трибы *Hypolytreae*.

Особое место в подсемействе занимает триба *Trilepideae*, обособленная не только географически, но и палинологически. Признаки пыльцы свидетельствуют о том, что она является наиболее специализированной в этом подсемействе.

Анализируя подсем. *Sclerioideae* с эволюционной точки зрения, можно констатировать следующее. Морфология пыльцы ее представителей свидетельствует о том, что наиболее примитивный тип пыльцевого зерна имеет триба *Cryptangieae*, которой присущи вытянуто-яйцевидные и пирамидальные пыльцевые зерна. Далее, следуя по системе подсемейства, можно наблюдать преобразование их в яйцевидные и широкояйцевидные (*Scleria*). Наиболее эволюционно продвинутой является шаровидная форма пыльцы, наблюдаемая в трибе *Bisboeckelereae.* Особенно ярким представителем, у которого этот признак проявляется, является род *Calyptrocarya*. Отклонением от основной линии эволюции является триба *Trilepideae*, имеющая специфические особенности во внешней морфологии (строение апертуры) пыльцевых зерен и в ультратонком строении экзины, выражающемся в отсутствии подстилающего слоя и сильно редуцированной эндэкзине. Эти черты характеризуют данную трибу как наиболее специализированную в подсем. *Sclerioideae.*

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность Т. В. Егоровой за ценные замечания при подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. Порядок осоковые (*Cyperales*) // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 292—310.

Куприянова Л. А. Морфология пыльцы однодольных растений (Материалы к филогении класса) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1948. Вып. 7. С. 163—262.

Новоселова М. С. Род Пушица (*Eriophorum* L.) — систематика, география, эволюция: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. 1994. 23 с.

Тарасевич В. Ф. Сем. *Cyperaceae* Juss — Осоковые // Под ред. А. Е. Бобров, Л. А. Куприянова, М. В. Литвинцева, В. Ф. Тарасевич. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л., 1983. С. 90—111.

Тарасевич В. Ф. К морфологии пыльцы семейства *Cyperaceae* // Проблемы современной палинологии. Статьи советских палинологов к VI Междунар. палинол. конф. Калгари, Канада. Новосибирск, 1984. С. 48—49.

Тарасевич В. Ф. О положении семейства *Cyperaceae* в системе цветковых растений в связи с палинологическими данными // Тез. 7 Московского филогенетического совещания. Современные проблемы филогении. М., 1986. С. 75—76.

Тарасевич В. Ф. Палинологическое изучение рода *Carex* (*Cyperaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 11. С. 4—15.

Тарасевич В. Ф. Морфология и ультраструктура пыльцы семейства *Cyperaceae* в связи с вопросами его систематики и филогении // Матер. XI съезда Русского ботанического общ-ва. Новосибирск—Барнаул. Ботанические исследования в Азиатской России. Барнаул, 2003. Т. 1. С. 292—293.

Bentham G., Hooker J. D. Genera plantarum. London, 1883. Vol. 3. P. 1037—1072.

Bruhl J. J. Sedge genera of the world relationships and new classification of the *Cyperaceae*. Australian Systematic Botany. 1995. Vol. 8. N 2. P. 125—305.

Kirpes C. C., Clark L. G., Lersten N. R. Systematic significance of pollen arrangement in microsporangia of *Poaceae* and *Cyperaceae*: review and observations on representative taxa // American Journ. of Botany. 1996. Vol. 83. N 12. P. 1609—1622.

Cranwell L. New Zealand pollen studies. The Monocotyledons // Bull. Auckland Inst. Mus. 1953. N 3. P. 1—91.

Eiten L. T. Inflorescens units in the *Cyperaceae* // Ann. Miss. Bot. Gard. 1976. Vol. 63. N 1. P. 81—112.

Erdtman G. Pollen morphology and Plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Fernandez I. Contribucion al Conocimiento palynologico de *Cyperaceae* // Acta bot. Valacitana, 1987. N 12. P. 173—182.

Goetghebeur P. Cyperaceae // The families and genera of vascular plants. IV. Floweing Plants. Monocolyledons / Ed. by K. Kubitzki. New York, 1998. P. 141—190.

Koyama T. Interrelationships between tribes *Lagenocarpaea* and *Sclerieae* (*Cyperaceae*) // Bull. Torrey Bot. Club. 1965. Vol. 92. P. 250—265.

Koyama T. The systematic significance of leaf structure in the *Cyperaceae — Mapanieae* // Mem. N. Y. Bot. gard. 1966. Vol. 15. N 1. P. 136—169.

Koyama T. Delimination and classification of the *Cyperaceae—Mapanioideae* // Current Topic in plant science. N. Y., London. 1969. P. 201—228.

Koyama T., Maguire B. Cyperaceae—Lagenocarpeae // Mem. N. Y. Bot. Gard. 1965. Vol. 12. N 3. P. 8—54.

Pax F. Beitrage zur Morphologie und Systematic der *Cyperaceae* // Bot. Jard. 1886. Vol. 7. S. 287—318.

Pfeiffer H. Vorarbeiten zur systematischen Morphologie der *Cyperaceae — Mapanieae* // Bot. Arch. 1925. Vol. 12. S. 446—472.

Wielgorskaya T. Dictionary of generic names of Seed Plants. New York, 1995. 570 p.

Wodehouse R. P. Pollen grains. N. Y., London, 1935. 574 p.

SUMMARY

The pollen of members of 4 tribes included in the subfamily *Scleroideae* is studied by LM, SEM and TEM. They are the tribes *Cryptangieae* (genera *Lagenocarpus* and *Cephalocarpus*), *Trilepideae* (genera *Coleochloa* and *Microdracoides*), *Sclerieae* (the one genus *Scleria*), *Bisboeckelereae* (genera *Becquerelia*, *Diplacrum*, *Bisboeckelera*, *Calyptrocarya*).

Within the tribe *Cryptangieae*, the pollen of *Lagenocarpus* and *Cephalocarpus* is similar in size, shape of pollen grains, sculpture and aperture outline. Within the tribe *Bisboeckelereae*, a peculiar structure is demonstrated by the pollen of *Becquerelia* with its small size and large-tuberculate exine sculpture, which is quite rarely observed in *Cyperaceae*.

The tribe *Trilepidieae* takes a special position in the subfamily *Scleroideae*. The genera *Coleochloa* and *Microdracoides* have an original aperture type, the latter being located at the broad end of the grain,

as well as a peculiar ultrathin structure of exine layers. The obtained palinological data allow to appraise the volume of the subfamily, relations of subordinate taxa and its position in the family.

The results do not support including the tribes *Sclerieae* and *Lagenocarpeae* in the subfamily Mapanioideae (Koyama, 1969). Representatives of the latter have ordinary pollen grains — monads, — whereas the pollen grains of the tribes investigates, as well as those of other *Cyperaceous* taxa, belong to a special type — pseudomonads.

The subfamily *Scleroideae* is generally not uniform. From the evolutionary viewpoint, the most primitive is the tribe *Cryptangieae*, the most advanced being the tribe *Bisboeckelereae*. The tribe *Trilepideae* represents a lateral branch of evolution.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.251.7(582.281)

© Е. А. Кузнецов

ЭВГЛЕНОВЫЕ (*EUGLENOPHYTA*) И ИХ ПАРАЗИТЫ В РАЙОНЕ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (БЕЛОЕ МОРЕ)

E. A. KUZNETSOV. EUGLENOUS ALGAE (*EUGLENOPHYTA*) AND THEIR PARASITES IN THE AREA OF KANDALAKSHA RESERVE (THE WHITE SEA)

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы
Тел. (095)939-11-48
Факс (095)976-20-88
E-mail: kuznetsov@fungi-aqua.ru

Поступила 10.01.2003
Окончательный вариант получен 26.08.2003

Представлен аннотированный список 54 видов морских и пресноводных эвгленовых водорослей, впервые обнаруженных в Белом море, на о-ве Великий, островах пролива Великая Салма и на территории Беломорской биологической станции (ББС) МГУ. Для 21 вида отмечено наличие грибных и грибоподобных паразитов, некоторые из них вызывали эпифитотии.

Ключевые слова: *Euglenophyta*, водные грибы-паразиты, Белое море, Кандалакшский заповедник, ББС МГУ.

Территория ББС Московского государственного университета является одним из хорошо изученных районов в биологическом отношении (Биота..., в печати). Так, число обнаруженных здесь видов и форм морских, пресноводных и почвенных водорослей достигает 1400 (Кузнецов, 2004). Эвгленовые водоросли (*Euglenophyta*), которых известно в мире более 800 видов из 40 родов 6 порядков (van den Hoek et al., 1995), являются постоянным и важным компонентом пресноводных и, реже — морских планктонных и бентосных сообществ. В Белом море они не были изучены. В районе ББС эвгленовые были отмечены лишь в озерах Верхнее и Водопроводное на п-ове Киндо как «массовые мелкие жгутиковые *Euglena* spp.» (Бизина, 1998).

Грибные паразиты, как известно, могут сильно влиять на развитие водорослей в различных водоемах (Sparrow, 1960; Громов, 1976; Кузнецов, Кудряшов, 1982). До наших исследований паразитические грибы на водорослях в районе ББС были обнаружены только А. Алимом (1962), который нашел 11 грибов-паразитов на морских бентосных водорослях. По нашим многолетним данным, микопаразиты на водорослях в этом районе достаточно обычны. Так, из 11 морских и 58 пресноводных видов золотистых водорослей в районе ББС, у 29 видов выявлены грибные и грибоподобные организмы (Kuznetsov, 2003). Встречаются эти паразиты даже на редких глаукофитовых водорослях (Кузнецов, 2004). Эвгленовые часто поражаются грибами (Sparrow, 1960); отечественные находки хитридиевых грибов-паразитов на эвгленовых редки (Голубева, 1995), по другим группам паразитических грибов данных нет.

Цель работы — исследование морских и пресноводных *Euglenophyta* и их поражаемости паразитическими грибными и грибоподобными организмами.

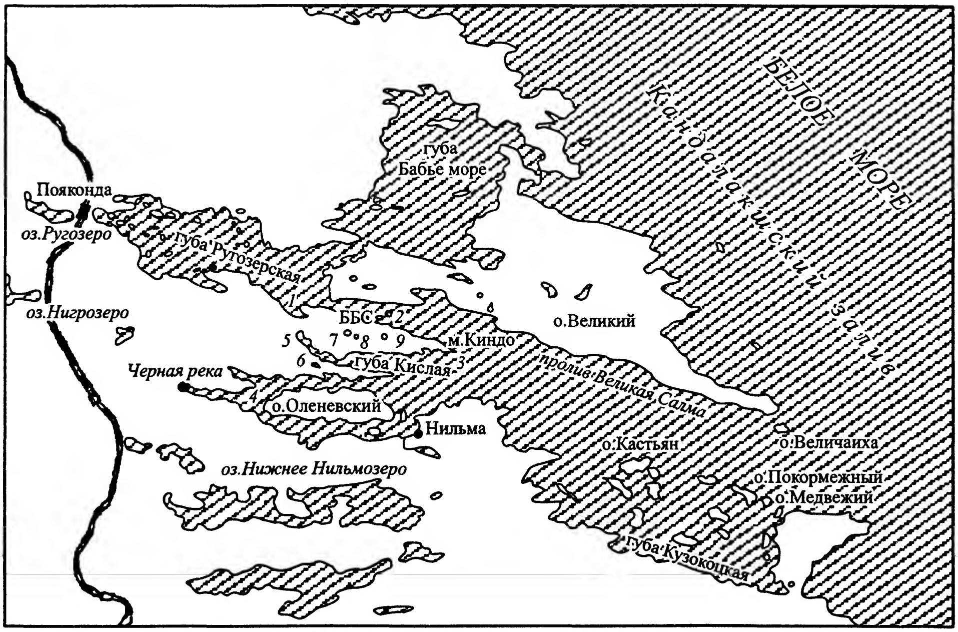
ББС МГУ расположена на западном побережье (Карельский берег) Кандалакшского залива Белого моря. Сильная изрезанность береговой линии, многообразие гидрологических условий, наличие в море различных типов супралиторали, литорали и сублиторали, а на суше разнотипных пресноводных водотоков и водоемов создают возможности для развития самых разнообразных водных организмов. На мелководьях, закрытых от ветров, вода летом прогревается до 20 °С и более. Максимальная соленость моря 25—27 ‰, но имеется много опресненных участков. Многочисленные скалистые и илистые супралиторальные ванны характеризуются большим градиентом солености (0.1—37.0 ‰), кислотности (pH 5.5—10.5), температуры воды (6—30 °С), содержания в ней кислорода (до 300 % насыщения) и органики.

Территорией-заказником ББС является п-ов Киндо (вместе с прилегающей акваторией моря и Еремеевскими островами), представляющий скалистую сопку высотой 90—115 м, покрытую лесами разного типа. На полуострове находятся небольшие пресные озера — Верхнее, Водопроводное, Круглое, Нижнее и Верхнее Ершовские. Северный берег полуострова подвержен антропогенному воздействию: здесь расположены лабораторные корпуса и поселок ББС. К северу от биостанции расположен о-в Великий (территория Кандалакшского заповедника), отделенный от п-ова Киндо проливом Великая Салма. Пролив характеризуется очень сильными приливно-отливными течениями (1.5—2.5 м/с), особенно в самом узком месте у биостанции, где зимой не замерзает. Здесь же наблюдается, по нашим данным, наибольшее видовое разнообразие морских водорослей и грибов (Кузнецов, 2004).

Надо отметить, что морской берег в районе ББС поднимается со скоростью 5 мм/год, поэтому часть прибрежных «лиманчиков», первоначально связанных с морем (например, «лиманчик» с розовым илом вблизи усадьбы ББС в 1969 г. соединялся с морем двумя протоками, ныне оз. «Кисло-сладкое»), впоследствии потеряла эту связь, что отразилось, в первую очередь, на их солености, и повлияло на изменение видового состава гидробионтов.

Материал и методика

Материал собран в летние сезоны 1969—2002 гг. в районе ББС, а также на островах в проливе Великая Салма: Величаиха (Кандалакшский заповедник), Большой и Малый Еремеевский, Кастьян, Покормежный (Угловатый), Мохнатый (Медвежий), в губах Ругозерская, Нильма, Чернореченская, Кузокоцкая, Бабье море, в близлежащих озерах — Ругозеро, Нигрозеро, Нижнее Нильмозеро (см. рисунок). Все обнаруженные виды исследовали и определяли в нефиксированном виде, сразу после отбора проб. Бентосные и перифитонные пробы тотально просматривали в бинокуляре в чашках Петри, а затем под микроскопом на предметных стеклах с лункой (метод висячей капли). Планктонные пробы концентрировали методами мягкой и обратной фильтрации, концентрат изучали в счетных камерах разного объема. В пробы и концентраты добавляли раствор растительного клея (гуммиарабик), который сохраняя жизнеспособность жгутиковых организмов, ограничивал их подвижность и без дополнительного подкрашивания выявлял жгутики даже у мелких форм. Этот способ широко применялся нами при изучении мельчайших подвижных объектов — водорослей, простейших, зооспор гри-



Карта-схема района исследований.

1 — Ермолинская губа; *2* — Еремеевские острова; *3* — бухта Биофильтров; *4* — Чернореченская губа; *5* — оз. Верхнее Ершовское; *6* — оз. Нижнее Ершовское; *7* — оз. Верхнее; *8* — оз. Водопроводное; *9* — оз. «Кисло-сладкое» (=Полусоленое).

бов. Не у всех обнаруженных паразитов удалось проследить цикл развития, увидеть тип жгутикования зооспор, и тем самым определить их видовую принадлежность.

При определении эвгленовых использовали общепринятые определители и монографии (Курсанов, 1953; Попова, 1955, 1966; Попова, Сафонова, 1976).

Результаты и обсуждение

Ниже приведен аннотированный список обнаруженных в районе ББС, видов *Euglenophyta*, составленный в алфавитном порядке. Звездочкой помечены виды, которые поражались низшими зооспоровыми грибами и грибоподобными организмами из отделов *Thraustochytrida*, *Hyphochytrida*, *Oomycota*, *Chytridiomycota*. Некоторые виды паразитических грибов, значительно отличавшиеся от известных, отмечены номерами при родовом названии (например, *Olpidiopsis* sp. 5).

Аннотации содержат сведения о биотопах, частоте встречаемости водоросли (единично — однократная находка, но при этом в пробе могло находиться большое число экземпляров водоросли; редко — вид обнаружен в 2—10 пробах; обычно — более чем в 10 пробах; массовый вид — часто вызывающий «цветение» воды; повсеместно — вид обнаружен на всей исследованной территории), местообитании и распространении в районе исследований.

**Anisonema marinum* Skuja — планктон, бентос, редко (в пробах часто обильно), мелководные участки пролива Великая Салма, литоральные лужи, солоноватоводные супралиторальные ванны, п-ов Киндо, острова Величаиха, Медвежий. На этом бесцветном фаготрофе часто обнаруживали мелкие зооспорангии облигатной морской траустохитриевой микомиксины *Ulkenia visurgensis* (Ulken) Gaertner (=*Thraustochytrium visurgense* Ulken), зооспорами которой, наравне с зооспорами других грибов, анизонема активно питалась.

A. pusillum Stokes — бентос, редко, пресноводные илистые прибрежные (супралиторальные) лужи, п-ов Киндо.

Ascoglena cf. *vaginicola* Stein — эпифит *Cladophora fracta* var. *marina* Kütz., единично, солоноватоводная супралиторальная ванна, Еремеевская губа, п-ов Киндо.

Astasia kathemerios Skuja — планктон, единично, солоноватоводная супралиторальная ванна, мыс Киндо, но выхода его зооспор не наблюдали.

**A. klebsii* Lemm. — планктон, единично, пресноводная супралиторальная ванна со штормовыми выбросами морских макроводорослей. Вид встречен однажды, но в массовом количестве в одной ванне в июне 1985 г., Пробкина губа, п-ов Киндо. Внутри зараженных бесцветных клеток хорошо были видны зооспорангии гриба ольпидиевого типа с выводной трубкой.

A. longa Pringsh. — планктон, редко, пресные водоемы, п-ов Киндо, о-в Великий. Водоросль бесцветная, аналог фототрофной *Euglena gracilis.*

A. parvula Skuja — планктон, редко, пресноводные водоемы, п-ов Киндо и о-в Великий; пресноводные супралиторальные ванны, о-в Покормежный, оз. Нижнее Нильмозеро.

Entosiphon cf. *ovatus* Stokes — бентос, единично, пресноводная супралиторальная илистая лужа, Еремеевская губа, п-ов Киндо. Размеры клетки у этого бесцветного фаготрофа в 2 раза меньше, чем в диагнозе: 12.4 × 5.8 мкм.

E. sulcatus (Duj.) Stein — бентос, обычно, солоноватоводные и пресноводные илистые прибрежные водоемы (лужи, ванны, болотца), п-ов Киндо, о-в Великий, район дер. Черная Река.

**Euglena acus* Ehr. — планктон, массовый вид, опресненные участки в устьях ручьев и рек, солоноватоводные морские литоральные илистые лужи, солоноватоводные «лиманчики», солоноватоводные и пресноводные супралиторальные ванны (в некоторых ваннах вызывает «цветение»), пресноводные лужи, прибрежные болота, озера, повсеместно. Внутри клеток иногда обнаруживали оомицетный гриб *Olpidiopsis* sp. 5 и часто хитридиомицет *Sphaerita dangeardii* Chatton et Brodsky; на поверхности — часто встречали интербиотический хитридиевый гриб *Polyphagus euglenae* (Bail.) Nowak., на инцистированных особях только в солоноватых супралиторальных ваннах иногда отмечали эпибиотический хитридиомицет *Phlyctochytrium longicollum* Sparrow.

E. deses Ehr. — бентос, планктон, обычно, пресные мелководные илистые водоемы, повсеместно.

**E. ehrenbergii* Klebs — бентос, планктон, редко, солоноватоводные и пресноводные супралиторальные илистые ванны, болотца, побережье п-ова Киндо. В пресноводной ванне на водоросли единично обнаружен эпибиотический хитридиевый гриб *Rhizophydium* sp. 12.

**E. geniculata* Duj. — бентос, планктон, редко (однажды вид вызвал «цветение» воды в солоноватоводной супралиторальной илистой ванне в Еремеевской губе), прибрежные солоноватые и пресные мелкие водоемы, п-ов Киндо, о-в Кастьян.

На инцистированных особях в солоноватых водоемах иногда встречали эпибиотический хитридиомицет *Phlyctochytrium longicollum*.

**E. gracilis* Klebs — планктон, обычно, солоноватоводные супралиторальные ванны, пресноводные лужи, болота, озера, повсеместно. Поражается гифохитриевым грибом *Rhizidiomyces ichneumon* Gobi (также является паразитом зеленой водоросли *Chlamydomonas similis* Korsch.). Заражение этим грибом наблюдали однажды (июль 1990 г.) в дождевой луже. Неоднократно поражался хитридиомицетами — эндобиотическим *Sphaerita dangeardii* и интербиотическим *Polyphagus euglenae.*

**E. haematodes* (Ehr.) Lemm. — планктон, единично (вызвал красное «цветение» воды в небольшой пресноводной прибрежной луже рядом с «лиманчиком» с розовым илом на северном побережье п-ова Киндо). Во время первого гидробиологического обследования лужи около трети всех эвглен были поражены интербиотическим хитридиевым грибом *Polyphagus laevis* Bartsch, через день почти все эвглены были заражены, через неделю эвглены обнаружены не были, что можно объяснить их гибелью от грибного паразита.

E. mutabilis Schmitz — в скоплениях различных бентосных нитчатых водорослей зеленых и красной *Batrachospermum moniliforme* (L.) Roth, единично, оз. Верхнее.

**E. oblonga* Schmitz — планктон, редко, пресноводные супралиторальные ванны, мыс Киндо, острова Великий, Кастьян, Мохнатый. В супралиторальной ванне на мысе Киндо водоросль была поражена хитридиевым грибом *Saccomyces dangeardii* Serbinow (=*S. endogenus* (Nowak.) Sparrow). При культивировании в лабораторных условиях прослежено, что гриб поражает водоросль только после ее перехода в пальмеллоидную стадию, но до образования толстой слизистой оболочки, которая, по-видимому, препятствует проникновению зооспор гриба в тело эвглены.

**E. obtusa* Schmitz — бентос, единично, литоральная морская лужа, о-в Малый Еремеевский. Часть клеток была заражена хитридиомицетом *Polyphagus* cf. *euglenae.*

E. pisciformis Klebs — планктон, бентос, обычно, солоноватоводные супралиторальные ванны, пресноводные лужи, прибрежные болота, озера, повсеместно.

E. spirogyra Ehr. — планктон, обычно, пресные мелкие водоемы, болота, п-ов Киндо, острова Великий и Кастьян.

**E. splendens* Dang. — планктон, единично, оз. Водопроводное. В начале образования пальмеллоидной стадии поражался хитридиевым грибом *Scherffeliomyces parasitans* Sparrow.

**E. viridis* Ehr. — планктон, бентос, массовый вид, опресненные участки моря в устьях ручьев п-ова Киндо, солоноватоводные «лиманчики», солоноватоводные и пресноводные супралиторальные ванны (в некоторых ваннах вызывает «цветение» воды), пресноводные лужи, прибрежные болота, озера. Вид часто поражался хитридиевым грибом *Polyphagus euglenae*, вызывая его эпифитотию. В пресноводной луже на дне будущего водохранилища ББС однажды зарегистрирован интересный хитридиевый гриб *Polyphagus* sp. 1, который прикреплялся исключительно к жгутику водоросли. Аналогичный способ заражения водоросли известен только для пресноводного хитридиомицета *Polyphagus starrii* Johns, обнаруженного одновременно в той же луже на *Chlamydomonas braunii* Gorosch. В лабораторных опытах выделенный из лужи *P. starrii* заражал только вид *Chlamydomonas*, но не заражал эвгленовые, обратную картину наблюдали при заражении этих водорослей *Polyphagus* sp. 1. Внутри *E. viridis* часто отмечали хитридиомицет *Sphaerita dangeardii*. На инцистированных особях в солоноватых водоемах иногда встречали эпибиотический хитридиомицет *Phlyctochytrium longicollum*.

Eutreptia viridis Perty — планктон, редко, морские литоральные лужи, о-в Малый Еремеевский; солоноватоводные и пресноводные супралиторальные ванны и «лиманчики», лужи, болотца, оз. Верхнее, п-ов Киндо.

Eutreptiella eupharyngea Walne et al. — планктон, единично, солоноватоводная супралиторальная ванна, бухта Биофильтров, п-ов Киндо.

**Lepocinclis ovum* (Ehr.) Mink. — планктон, редко, солоноватые и пресные мелкие водоемы на северном побережье п-ова Киндо. Иногда поражался оомицетным грибом *Pseudosphaerita radiata* (Dang.) Karling, который, по нашим данным, иногда заражает планктонные пресноводные и солоноватоводные криптофитовые водоросли *Cryptomonas ovata* Ehr. и *C. erosa* Ehr. в водоемах на п-ове Киндо и супралиторальных ваннах на о-ве Кастьян.

**Menoidium pellucidum* Perty — планктон, редко, лужи в болотах, п-ов Киндо. В этом бесцветном фаготрофе изредка обнаруживали гриб ольпидиевого типа, но выход его зооспор не наблюдали.

Notosolenus chelonides Skuja — в скоплениях зигнемовой водоросли *Spirogyra tenuissima* (Hassall) Kütz. около берега, единично, оз. Верхнее.

**Peranema trichophorum* (Ehr.) Stein — бентос, реже планктон, массовый вид, солоноватые и пресные мелкие илистые прибрежные водоемы, болотные лужи, на отмирающих макрофитах в озерах, повсеместно. Этот бесцветный фаготроф питается коккоидными и жгутиковыми водорослями, мелкими малоподвижными эвгленовыми, диатомовыми, простейшими, бактериями, эпибиотическими сапротрофными и паразитическими хитридиевыми грибами. На водоросли неоднократно встречали низшие грибы, но их жизненный цикл не прослежен, и видовая принадлежность не установлена.

**Petalomonas alata* Stokes — бентос, единично, пресноводная супралиторальная илистая лужа (клетки размером 24 × 15 мкм), Кислая губа, п-ов Киндо; планктон, единично, оз. Нижнее Ершовское (более мелкие клетки — 18 × 7 мкм). Обнаружены единичные зараженные клетки водоросли с эндобиотическими грибами ольпидиевого типа.

P. mediocanellata Stein — бентос, редко, пресноводные мелководные водоемы, п-ов Киндо.

P. mira Awer. var. *mira* — бентос, среди нитчатых зеленых водорослей, редко, пресные мелкие водоемы, п-ов Киндо, о-в Великий.

**P. mira* var. *appendiculata* Skuja — бентос, единично, пресноводная илистая супралиторальная лужа около кладбища кораблей ББС. Этот бесцветный сапротроф и фаготроф был частично поражен хитридиевым грибом *Olpidium* sp. 6.

P. pusilla Skuja — бентос, единично, пресноводная супралиторальная лужа, мыс Киндо.

Phacus agilis Skuja — планктон, редко, пресноводная супралиторальная илистая лужа около устья ручья, впадающего в Еремеевскую губу; оз. Верхнее.

**P. caudatus* Hübner — планктон, редко, пресноводные водоемы, п-ов Киндо, о-в Кастьян. Обнаружены единичные зараженные клетки водоросли с эндобиотическими грибами ольпидиевого типа.

**P. longicauda* (Ehr.) Duj. — планктон, обычно, солоноватоводные и пресноводные водоемы, повсеместно. Редко (в основном в супралиторальных ваннах) наблюдали поражение клеток водоросли интербиотическим хитридиевым грибом *Polyphagus* sp. 2.

P. pleuronectes (Ehr.) Duj. — планктон, редко, пресноводные прибрежные болотистые водоемы, п-ов Киндо.

P. striatus Francé — планктон, редко, озера п-ова Киндо и о-ва Великий.

Rhabdomonas incurva Fres. — планктон, редко, заболоченные лужи, болота, п-ов Киндо.

Strombomonas fluviatilis (Lemm.) Defl. — планктон, единично, солоноватоводный «лиманчик» с розовым илом между ББС и мысом Киндо («Кисло-сладкое озеро»), п-ов Киндо.

Trachelomonas caudata (Ehr.) Stein — планктон, редко, пресноводные водоемы, повсеместно.

**T. cylindrica* Ehr. — планктон, обычно, пресные водоемы, повсеместно. Редко в панцирных домиках водоросли развивался хитридиомицет *Sphaerita trachelomonadis* Skv. Б. В. Скворцов (Skwortzow, 1927) не описал зооспоры, поэтому систематическое положение гриба, выделенного лишь однократно в Сев. Маньчжурии (Китай), не определено: его относят к хитридиевому роду *Sphaerita* или к внешне сходному оомицетному роду *Pseudosphaerita* (Sparrow, 1960). В разных регионах бывшего СССР (ББС, Сев. Кавказ, Дальний Восток, Латвия, Украина, Молдова, Узбекистан) автор статьи неоднократно обнаруживал в трахеломонадах этот организм в процессе его зооспорогенеза, наблюдение за которым обычно затруднено из-за наличия панциря у *Trachelomonas*. Наличие зооспор с одним жгутиком и тип зооспорангия позволили уверенно отнести обнаруженный гриб к роду *Sphaerita*.

T. hexangulata Swir. — планктон, редко, супралиторальные пресноводные ванны вдоль побережья п-ова Киндо и о-ва Кастьян, островов Покормежный и Мохнатый; болотные лужи, оз. Верхнее.

T. hispida (Perty) Stein — планктон, обычно, пресные водоемы, повсеместно.

**T. hystrix* Teil. — планктон, единично, оз. Нижнее Ершовское. Обнаружен единственный экземпляр, в котором прослежено развитие хитридиомицета *Sphaerita trachelomonadis*.

T. intermedia Dang. — планктон, редко, болотные лужи, п-ов Киндо.

T. lacustris Dréz. — планктон, редко, оз. Верхнее.

**T. lemmermannii* Wołosz. — планктон, единично, оз. Водопроводное. Редко встречались экземпляры, зараженные хитридиомицетом *Sphaerita trachelomonadis*.

T. nigra Swir. — планктон, редко, солоноватоводные супралиторальные илистые ванны, Ермолинская и Кислая губы, п-ов Киндо.

T. oblonga Lemm. — планктон, обычно, пресноводные лужи, болота, озера, п-ов Киндо, о-в Великий.

T. planctonica Swir. — планктон, обычно, пресноводные супралиторальные ванны, озера Верхнее и Водопроводное, п-ов Киндо.

T. scabra Playf. — планктон, редко, пресноводные водоемы, повсеместно.

T. superba Swir. — планктон, обычно, пресноводные водоемы, повсеместно.

T. verrucosa Stokes — планктон, единично, оз. Верхнее.

**T. volvocina* Ehr. — планктон, обычно, солоноватоводные супралиторальные ванны и «лиманчики», пресноводные лужи, болота, озера, повсеместно. В клетках водоросли обнаружены паразитические хитридиомицет *Sphaerita trachelomonadis* и оомицет *Olpidiopsis* sp. 9.

Следует отметить, что значительное число видов (12) было обнаружено только в солоноватоводных и пресноводных супралиторальных ваннах. Повышенная по сравнению с беломорской водой соленость в некоторых ваннах объясняется испарением в них воды. Содержание органики в таких водоемах может быть значительным за счет остатков морских макрофитов, заброшенных во время штормов, а также за счет экскрементов птиц и терригенных смывов. Видовой состав водных организмов в таких, даже близко расположенных, мелких водоемах может значительно отличаться.

Часто о потенциальном наличии многочисленных водорослей и грибов в супралиторальной ванне можно визуально судить по присутствию в планктоне в массовом количестве мелких ракообразных, а в бентосе — бокоплавов.

В дождливые летние сезоны различия в видовом составе водорослей и водных грибов супралиторальных ванн сглаживаются — морские, солоноватоводные виды, как правило, исчезают, доминируют пресноводные и почвенные виды, обычные для п-ва Киндо, возможно, приносимые дождевыми потоками с суши. Оставшиеся солоноватоводные виды водорослей обычно угнетены, часто поражаются паразитическими грибами, в результате чего могут полностью «выпадать» из экосистемы этих ванн. После дождей в планктоне пролива Великая Салма повышается доля пресноводных планктонных и факультативно планктонных водорослей, но насколько долго они сохраняют свою жизнеспособность в морской воде — неизвестно. Штормы также вносят сильные изменения в состав морского планктона — повышается доля бентосных, эпифитных водорослей, в первую очередь диатомовых, выносимых в толщу воды с относительно небольших глубин Великой Салмы. Изменяется после сильных и продолжительных штормов и биота супралиторальных ванн — пресноводные и солоноватоводные виды водорослей и грибов сменяются морскими.

Заключение

Всего выявлено 54 вида из 16 родов эвгленовых водорослей. В морских и солоноватых водоемах обнаружено 19 видов (только в них встречалось 7 видов), в пресных — 48 (облигатно пресноводных 36 видов). В супралиторальных ваннах было отмечено 12 видов. В планктоне найдено 36 видов, в бентосе — 10, остальные виды эвгленовых встречены в обоих биотопах. Для 21 вида из 9 родов эвгленовых водорослей отмечено присутствие паразитических низших грибных и грибоподобных организмов из отделов *Thraustochytrida*, *Hyphochytrida*, *Oomycota*, *Chytridiomycota*. Некоторые паразиты вызывали эпифитотии своих хозяев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алим А. А. Морские грибы Белого моря // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 11. С. 1582—1595.

Бизина Е. В. Соотношение пресса хищников и трофического фактора в регуляции структуры планктонных сообществ: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. С. 122—123 (Приложение № 9).

Биота ББС / Под ред. А. В. Чесунова. М., 2004 (в печати).

Голубева О. Г. Определитель грибов России. Класс *Chytridiomycetes*. Вып. 1. Порядок *Chytridiales*. СПб., 1995. 168 с.

Громов Б. В. Микроорганизмы — паразиты водорослей. Л., 1976. 160 с.

Кузнецов Е. А. Глаукофитовые водоросли и их грибные паразиты // Водные экосистемы и организмы-5. М., 2004. С. 52—56.

Кузнецов Е. А. Водоросли, грибы и грибоподобные организмы ББС МГУ // Тр. Беломорской биологической станции. Т. 9. М., 2004. С. 78—88.

Кузнецов Е. А., Кудряшов М. А. Грибные паразиты и эпифиты пресноводных водорослей // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Вып. II. Мониторинг бактериального и растительного населения водоемов. Иркутск, 1982. С. 40—41.

Курсанов Л. И. Класс *Eugleninae* — Эвгленовые // Определитель низш. раст. М., 1953. Т. 1. С. 113—128.

Попова Т. Г. Эвгленовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1955. Вып. 7. 282 с.

Попова Т. Г. Эвгленовые водоросли // Флора споровых растений СССР. М.; Л., 1966. Т. 8. Вып. 1. 410 с.

Попова Т. Г., Сафонова Т. А. Эвгленовые водоросли // Флора споровых растений СССР. М.; Л., 1976. Т. 8. Вып. 2. 285 с.

Hoek C. van den, Mann D. G., Jahns H. M. Algae: an introduction to phycology. Cambridge, 1995. 623 p.

Kuznetsov E. A. Golden algae and their invasion by fungi // Ecological Studies, Hazards and Solutions. 2003. Vol. 6. P. 19.

Skwortzow B. W. Ueber einige Phycomycetes aus China // Arch. Protistenk. 1927. Bd 57. S. 204—206.

Sparrow F. K., Jr. Aquatic Phycomycetes. Ann Arbor, 1960. 1187 p.

SUMMARY

During the summer of the years 1969 to 2002, 54 marine and freshwater species of euglenous algae were found in the White Sea, on Veliky Island (Kandalaksha Reserve), Kastyan Island and at the White Sea Biological Station of Moscow University. These algae have not been studied in the region before. The specimens of 21 species were infected by fungal parasites.

УДК 582.29 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ ГОРОДА ПСКОВА.
1. КРАТКИЙ АНАЛИЗ ЛИХЕНОФЛОРЫ

N. V. MALYSHEVA. THE LICHENS OF PSKOV. 1. BRIEF ANALYSIS OF LICHEN FLORA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 11.03.2004

Изучена флора лишайников г. Пскова. Выявлено 83 вида, рассмотрены особенности систематической структуры, морфологического строения, распределение по субстратам и характерным местообитаниям. Проведено сравнение с лихенофлорой мегаполиса (С.-Петербург) и малого города (Себеж, Псковская обл.).

Ключевые слова: лишайники, лихенофлора городов, Псков.

Изучение состояния растительного покрова городов является актуальной современной проблемой. Ранее нами были рассмотрены лишайники мегаполиса (на примере С.-Петербурга) (Малышева, 2003а) и малых городов (Малышева, 2003б—г). Целью данной работы являлось изучение лихенофлоры Пскова, относящегося к группе больших городов с населением 100—250 тыс. человек. В задачи исследования входили выявление видового состава лишайников, анализ лихенофлоры и рассмотрение приуроченности лишайников к субстратам и характерным местообитаниям.

При рассмотрении растительного мира средневековых крепостей Северо-Запада России наряду с высшими растениями нами были приведены 22 вида лишайников из 13 родов, найденных на территории Псковского кремля (Малышева, 2000) и 21 вид лишайников — на укреплениях Окольного города (Малышева, 2002). Однако данные в целом по городу отсутствовали.

Материал и методика

Псков является одним из древнейших городов России; первое упоминание о нем в летописи относится к 903 г. В настоящее время население города составляет 201 тыс. человек. Это административный, культурный, транспортный и промышленный центр на Северо-Западе России. В современном Пскове преобладает машиностроение, развита легкая промышленность. Растительный покров города достаточно хорошо изучен. Здесь произрастают 219 видов древесных растений (Соколова, 2003).

Изучение лишайников проводилось маршрутным методом в сочетании с методом сеточного картирования. Территория города разбивалась на квадраты со стороной 1 км. Внутри каждого квадрата регистрировались видовой состав лишайников, проективное покрытие, приуроченность к субстратам и местообитаниям. Тщательно исследовались различные субстраты — кора деревьев, фундаменты зданий, почва, гниющая древесина, железобетонные конструкции и т. п. Были изучены лишайники различных элементов городского ландшафта: исторических и современных садов и парков, (включая арборетумы), некрополей, транспортных магистралей, набережных, жилых кварталов, промышленной зоны, лесопарков, в том числе территорий санаториев и курортов.

Работа по сбору лишайников проводилась в августе 2002 г., частично — в 2003 г.

Всего на территории Пскова нами было собрано и определено свыше 2200 образцов лишайников. Определение проводилось с применением морфологического, анатомического и биохимического методов в Лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Названия видов лишайников приведены в основном по работе R. Santesson (1993) с учетом последних работ по систематике, латинские названия высших растений — по С. К. Черепанову (1995) и Н. Н. Цвелёву (2000).

Результаты и обсуждение

Систематический состав лихенофлоры

В результате проведенной работы на территории Пскова выявлено 83 вида лишайников, относящихся к 36 родам (табл. 1). Наибольшим числом видов представлены роды *Lecanora* (12 видов), *Lecania* (5), *Melanelia* (5), *Physcia* (5), *Caloplaca* (4), *Xanthoria* (4). По составу ведущих родов лихенофлора Пскова близка к таковой других исследованных нами городов европейской части России в пределах таежной зоны: Казани (Голубкова, Малышева, 1978), 6 городов Ивановской обл. (Ма-

ТАБЛИЦА 1

Распределение лишайников г. Пскова по характерным местообитаниям и субстратам

№ п/п	Виды	Местообитание								Субстрат				
		1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*
1	*Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid.	+			+					+				
2	*Anaptychia ciliaris* (L.) Körb.	+								+				
3	*Arthopyrenia punctiformis* (Pers.) A. Massal.								+	+				
4	*Bacidia globulosa* (Flörke) Hafellner et V. Wirth							+		+				
5	*B. pulchra* (Oxner) Oxner	+								+				
6	*Buellia pharcidia* (Ach.) Malme	+		+						+				
7	*B. schaereri* De Not.	+								+				
8	*Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.		+							+				
9	*C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forssell	+	+						+		+			+
10	*C. holocarpa* (Hoffm.) A. E. Wade	+	+	+		+	+	+	+	+			+	+
11	*C. saxicola* (Hoffm.) Nordin	+				+								+
12	*Candelaria concolor* (Dicks.) Stein	+								+				
13	*Candelariella aurelia* (Hoffm.) Zahlbr.	+	+			+			+		+			+
14	*C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg.	+		+	+	+	+		+	+			+	
15	*C. xanthostigma* (Ach.) Lettau	+	+	+	+	+	+		+	+			+	
16	*Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr.	+								+				
17	*Cladonia coniocraea* (Flörke) Spreng.			+						+				
18	*C. fimbriata* (L.) Fr.	+		+						+				
19	*Evernia prunastri* (L.) Ach.	+	+	+	+	+	+			+				
20	*Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy	+	+	+	+		+			+				
21	*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.	+	+	+	+	+	+		+	+			+	
22	*H. tubulosa* (Schaer) Hav.	+		+			+			+				
23	*Lecania cyrtella* (Ach.) Th. Fr.		+	+		+				+				
24	*L. dubitans* (Nyl.) A. L. Sm.	+								+				
25	*L. fuscella* (Schaer.) A. Massal.	+	+							+				
26	*L. koerberiana* J. Lahm.		+							+				
27	*L. naegelii* (Hepp) Diederich et P. Boem		+		+					+				
28	*Lecanora allophana* Nyl.		+	+			+			+				
29	*L. argentata* (Ach.) Malme	+	+	+			+		+	+				
30	*L. carpinea* (L.) Vain.	+	+	+	+				+	+				
31	*L. chlarotera* Nyl.		+		+					+				
32	*L. crenulata* Hook.	+	+			+								+
33	*L. dispersa* (Pers.) Sommerf.	+	+			+			+		+			+
34	*L. hagenii* (Ach.) Ach.	+	+	+	+	+	+		+	+			+	
35	*L. intumescens* (Rebent.) Rabenh.	+								+				
36	*L. leptyrodes* (Nyl.) Degel.	+	+	+						+				
37	*L. populicola* (DC.) Duby						+			+				
38	*L. pulicaris* (Pers.) Ach.	+	+	+					+	+				
39	*L. symmicta* (Ach.) Ach.	+	+		+	+	+			+			+	
40	*Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel		+						+	+				
41	*Lepraria incana* (L.) Ach.	+			+		+			+				
42	*Melanelia exasperata* (De Not.) Essl.		+			+				+				
43	*M. exasperatula* (Nyl.) Essl.	+	+	+	+	+	+		+	+	+			
44	*M. septentrionalis* (Lynge) Essl.			+	+					+				
45	*M. subargentifera* (Nyl.) Essl.	+				+				+				

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ п/п	Виды	Местообитание								Субстрат				
		1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*
46	*Melanelia subaurifera* (Nyl.) Essl.	+								+				
47	*Micarea nitschkeana* (J. Lahm. ex Rabenh.) Harm.		+							+				
48	*Opegrapha rufescens* Pers.	+					+			+				
49	*Parmelia sulcata* Taylor	+	+	+	+	+	+		+	+			+	+
50	*Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale				+					+				
51	*Peltigera canina* (L.) Willd.			+								+		
52	*P. praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf			+								+		
53	*Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg	+	+	+	+	+	+		+	+				
54	*P. orbicularis* (Neck.) Moberg	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
55	*Phlyctis agelaea* (Ach.) Flot.	+	+	+	+					+				
56	*P. argena* (Spreng.) Flot.	+	+	+	+					+				
57	*Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+
58	*P. aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fürnr.	+					+			+				
59	*P. dubia* (Hoffm.) Lettau	+	+		+	+	+		+	+	+			
60	*P. stellaris* (L.) Nyl.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+
61	*P. tenella* (Scop.) DC.	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+
62	*Physconia detersa* (Nyl.) Poelt	+			+					+				
63	*P. distorta* (With.) J. R. Laundon	+	+	+	+				+	+				
64	*P. enteroxantha* (Nyl.) Poelt	+	+	+	+	+			+	+				+
65	*Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy	+	+								+			+
66	*Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf	+								+				
67	*Ramalina farinacea* (L.) Ach.			+						+				
68	*R. fraxinea* (L.) Ach.	+		+						+				
69	*R. pollinaria* (Westr.) Ach.	+		+	+		+			+				
70	*Rinodina conveluxa* H. Magn.		+							+				
71	*R. exigua* (Ach.) Gray	+								+				
72	*R. pyrina* (Ach.) Arnold	+	+		+		+		+	+				
73	*Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vĕzda	+	+	+	+	+	+		+	+			+	
74	*S. sarothamni* (Vain.) Vĕzda	+	+	+		+			+	+				
75	*Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale	+			+					+				
76	*Usnea hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg.			+						+				
77	*U. subfloridana* Stirt.	+			+					+			+	
78	*Verrucaria muralis* Ach.	+				+					+			+
79	*V. nigrescens* Pers.	+				+					+			+
80	*Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr.	+			+					+				
81	*X. fallax* (Hepp) Arnold	+			+					+				
82	*X. parietina* (L.) Th. Fr.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
83	*X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+
	Всего: 83 вида	63	44	39	36	29	28	6	28	73	13	2	13	17

Примечание. Местообитания: *1* — исторические сады и парки, *2* — современные сады и парки, *3* — лесопарки, *4* — некрополи, *5* — набережные, *6* — жилые кварталы, *7* — промышленная зона, *8* — транспортные магистрали (автодороги, шоссе, улицы, железнодорожные станции). Субстраты: *1* — кора, *2* — камни, *3* — почва, *4* — древесина, *5* — искусственный субстрат (бетон, цемент, кирпич, железо и т. п.)

лышева, 1999). Однако в Пскове значительно меньше роль родов *Cladonia*, *Ramalina*, чем например, в С.-Петербурге. Показатель систематического разнообразия (среднее число видов в роде) составляет для Пскова 2.31 и занимает проме- жуточное положение между таковым для мегаполиса С.-Петербурга (2.55) и малого города Себежа (2.21).

Морфологические особенности

Среди лишайников г. Пскова преобладают накипные формы (48 видов, или 57.8 %), меньше листоватых (25 видов, или 30.1 %) и кустистых (10 видов, или 12.1 %). Сходное распределение наблюдается в С.-Петербурге (соответственно 43.8, 28.8, 27.4 %) и в Себеже (53, 36, 11 %). По-видимому, это связано с влиянием городских условий: уменьшаются поверхность соприкосновения с загрязненной средой и вероятность механического повреждения. Среди морфологических отклонений у лишайников Пскова выявлены изменения характерной окраски, например, оранжевой на серо-зеленую у *Xanthoria parietina*, появление темных и розовых пятен у талломов *Phaeophyscia orbicularis*, *Hypogymnia physodes*, побурение слоевищ *Parmelia sulcata*, *Everia prunastri*, отсутствие коры слоевища *Hypogymnia physodes*, *Phaeophyscia orbicularis*, бугорчатость талломов *Hypogymnia physodes*, *Physcia stellaris*, повреждение гимения у *Xanthoria polycarpa*, а также очень малые размеры (до 2—3 мм) талломов в загрязненных местах. Подобные изменения встречаются и в С.-Петербурге, однако не отмечались в Себеже.

Приуроченность к субстратам

Бóльшая часть лишайников обитает на коре деревьев — субстрате, наиболее подходящем для них в городе (73 вида, или 88.0 % от общего числа видов) (табл. 1). Такое же преобладание эпифитов отмечается в С.-Петербурге (74.5 %) и в Себеже (84 %).

Лишайники найдены на 93 видах деревьев и кустарников (43 % от общего числа в городе), из которых 67 являются интродуцентами.

На каменистом субстрате (гранитные валуны в парке, в некрополях — надгробные памятники из гранита, лабрадорита, мрамора) в г. Пскове найдено 13 видов (15.7 %). На мраморе обнаружен лишь 1 вид (*Phaeophyscia orbicularis*), на лабрадорите — 4 (*Melanelia exasperatula*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia stellaris*, *Xanthoria parietina*), на граните — 9 видов (*Candelariella aurella*, *Lecanora dispersa*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia dubia*, *P. stellaris*, *P. tenella*, *Protoparmeliopsis muralis*, *Xanthoria parietina*, *X. polycarpa*). На старых гранитных столбиках ограждения у исторических памятников и вдоль дорожек в некрополях растут лишайники *Phaeophyscia orbicularis*, *Xanthoria parietina*. К группе эпилитных относятся лишайники, найденные на крепостных стенах, сложенных из известняка (*Caloplaca decipiens*, *Verrucaria muralis*, *V. nigrescens*). Наиболее неожиданно было нахождение на каменистом субстрате *Melanelia exasperatula* — лишайника, обычно обитающего на коре деревьев.

В С.-Петербурге эпилиты играют бóльшую роль в сложении лихенофлоры (22.9 % видов), чем в Пскове, что, возможно, связано с обилием каменистого субстрата (набережные, облицовка, крупные некрополи). В Себеже доля эпилитов небольшая (8.2 %).

Меньше всего видов (2) в Пскове встречено на почве. Это *Peltigera canina* и *P. praetextata*, растущие в лесопарковой зоне на территории санатория в Черёхе.

В С.-Петербурге эпигеиды составляют 13.1 % видов (в основном виды *Cladonia* в лесопарках на окраинах). В Себеже эта группа представлена 1.6 % видового состава (по-видимому, это связано с сильным вытаптыванием).

На гниющей древесине (в основном это деревянные заборы и скамейки) в г. Пскове обнаружено 13 видов (15.7 %) (табл. 1). В С.-Петербурге (21.6 % видов) и Себеже (26 %) эпиксилов больше. Многие деревянные здания Пскова во время войны были уничтожены, а современные постройки возводились из кирпича, за новыми деревянными строениями ведется хороший уход.

Особую группу образуют лишайники, поселяющиеся на искусственных субстратах — 17 видов (20.1 %). В С.-Петербурге роль этих лишайников менее значительна: они составляют лишь 9.8 % от общего числа видов; в Себеже — 20 % видов. Особенно хорошо лишайники этой группы развивались в г. Пскове на шиферных крышах (*Candelariella aurella*, *Caloplaca decipiens*, *Lecanora dispersa*), железобетонных конструкциях (*Caloplaca decipiens*, *C. holocarpa*, *C. saxicola*, *Candelariella aurella*, *Lecanora crenulata*, *L. dispersa*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. tenella*, *Physconia enteroxantha*, *Protoparmeliopsis muralis*, *Verrucaria muralis*, *V. nigrescens*, *Xanthoria parietina*, *X. polycarpa*), окрашенных металлических оградах на кладбищах (*Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. tenella*, *Xanthoria parietina*) и металлических креплениях для фотографий (*Phaeophyscia orbicularis*, *Xanthoria parietina*), чугуне (*Physcia tenella*), столиках, покрытых синтетическими материалами — линолеумом (*Physcia tenella*, *Xanthoria parietina*) и текстолитом (*Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia stellaris*, *Xanthoria parietina*).

Характерные местообитания

Бóльшая часть лишайников приурочена к определенным местообитаниям (табл. 1). Подавляющее большинство их встречено в старых исторических садах и парках (63 вида, или 76 %). Причем, только здесь встречаются 9 видов (*Anaptychia ciliaris*, *Bacidia pulchra*, *Candelaria concolor*, *Chaenotheca chrysocephala*, *Lecania dubitans*, *Lecanora intumescens*, *Melanelia subaurifera*, *Pseudevernia furfuracea*, *Rinodina exigua*). В С.-Петербурге в исторических парках также обитает около 75 % видов (табл. 2), что связано, по-видимому, с определенной стабилизацией условий произрастания. В Себеже в старых парках на Петровской и Замковой горах найдено 52 вида, или 44 % общего числа видов. Однако следует учесть, что парки плохо сохранились.

ТАБЛИЦА 2

Распределение числа лишайников по местообитаниям в мегаполисе (С.-Петербург), в большом (Псков) и малом (Себеж) городах

Города	Число видов								
	Местообитания								
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	Всего
С.-Петербург	114(75)	40(26)	97(63)	38(25)	31(20)	24(16)	12(8)	36(24)	153(100)
Псков	63(76)	44(53)	39(47)	36(43)	29(35)	28(34)	6(7)	28(34)	83(100)
Себеж	23(38)	8(13)	—	27(44)	21(34)	35(57)	6(10)	10(16)	61(100)

Примечание. Обозначение местообитаний, как в табл. 1. В скобках приведена доля от общего числа видов лихенофлоры, %.

В Пскове обнаружено достаточно много для городских условий лишайников в современных парках и садах (заложенных после 1930-х годов). Здесь найдено 44 вида, из них 3 вида специфичны для этих местообитаний (*Caloplaca cerina*, *Micarea nitschkeana*, *Rinodina conveluxa*). Можно предположить, что экологические условия в этих местообитаниях для лишайников в г. Пскове неплохие. В С.-Петербурге в современных садах и парках обитает всего 26 % лишайников, в Себеже — 15 % (парк на берегу Себежского оз.).

В лесопарковой зоне, где найдено 39 видов, наблюдается некоторое обеднение лихенофлоры, связанное, по-видимому, со значительной антропогенной нагрузкой. В лесопарковой зоне С.-Петербурга обитает 63 % лишайников. Специфичными для окраин Пскова являются 5 видов лишайников (*Cladonia coniocraea*, *Peltigera canina*, *P. praetextata*, *Ramalina farinacea*, *Usnea hirta*).

Таким образом, 20 % городских лишайников (17 видов) обитают на территории Пскова только в парках и лесопарках.

Хотя на территориях псковских некрополей обнаружено 36 видов (43 %), специфичных видов здесь не выявлено. В С.-Петербурге в некрополях обитает 25 % видов лишайников, в Себеже — 50 % видов.

На набережных г. Пскова растет 29 видов, во дворах жилых кварталов — 28, вдоль транспортных магистралей — 28, т. е. число найденных лишайников практически одинаково. Это связано с достаточно хорошим озеленением города. Сравнение с мегаполисом и малым городом показывает значительное сходство по числу видов лишайников набережных и жилых кварталов, хотя доля их участия в сложении городской лихенофлоры разная — она больше в Себеже (табл. 2). Лишайники, растущие вдоль транспортных магистралей, также различаются по этим показателям — в Пскове их роль в лихенофлоре наибольшая (табл. 2).

В промышленной зоне число видов лишайников минимально (6 видов, или 7 %). В С.-Петербурге, где в этих условиях обитает около 8 % видов, и в Себеже (10 %) — картина аналогичная. Здесь встречаются лишь полеотолерантные виды.

Заключение

Таким образом, на территории г. Пскова обнаружено 83 вида лишайников, что довольно много для городских условий. Выявленные морфологические особенности (преобладание накипных форм) характерны и для мегаполиса (С.-Петербург), и для большого (Псков), и для малого (Себеж) городов. Морфологические отклонения аналогичны таковым в мегаполисе. Для ряда видов лишайников (20 %) в Пскове характерна выраженная приуроченность к определенным местообитаниям — садам, паркам и лесопаркам.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность И. Г. Соколовой и Г. Ю. Конечной за помощь в определении деревьев и кустарников, О. А. Катаевой — за просмотр образцов рода *Ramalina*, А. Н. Титову — за определение вида рода *Chaenotheca*, И. И. Макаровой — за внимательное прочтение рукописи.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (договор № Э 0404).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С., Малышева Н. В. Влияние роста города на лишайники и лихеноиндикация атмосферных загрязнений г. Казани // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1145—1154.

Малышева Н. В. Лишайники городов Ивановской области // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 59—67.

Малышева Н. В. Растения средневековых крепостей Северо-Запада России. 2. Псковский и Новгородский кремли // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 10. С. 42—52.

Малышева Н. В. Лишайники крепостных сооружений Пскова: Окольный город // Природные и культурные ландшафты: проблемы экологии и устойчивого развития. Матер. общ.-науч. конф. с междунар. участием (Псков, 28—29 ноября 2002 г.). Псков, 2002. Ч. 2. С. 22—24.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003а. 100 с.

Малышева Н. В. Лишайники малых городов Северо-Запада и Центра европейской части России // Ботанические исследования азиатской России: Матер. XI съезда РБО (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Барнаул, 2003б. Т. 1. С. 177—178.

Малышева Н. В. Лишайники малых городов Северо-Запада России // Бот. журн. 2003в. Т. 88. № 10. С. 40—50.

Малышева Н. В. Лишайники города Себежа // Природа Псковского края. 2003 г. Вып. 15. С. 10—13.

Соколова И. Г. Деревья и кустарники города Пскова // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 79—86.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Запада России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Santesson R. Lichens and lichencolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

The state of modern lichen flora of Pskov (83 lichen species, 2200 samples, collected in 2002—2003 using the method of net mapping; net size 1 × 1 km) is considered. Morphological and substrate characteristics are given. Different habitats (historical and modern parks, gardens, cemeteries, embankments, industrial areas, roads) are analyzed. The lichen flora is compared with those of St. Petersburg and Sebesh (a small town in Pskov Region).

УДК 634.0.416.1 : 582.475.4 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© С. Н. Горошкевич, А. Г. Попов

СТРУКТУРА ПОБЕГОВ У РОССИЙСКИХ ВИДОВ *PINUS* ИЗ ГРУППЫ *CEMBRAE* (*PINACEAE*)

S. N. GOROSHKEVICH, A. G. POPOV. SHOOT MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF THE RUSSIAN *PINUS* SPECIES FROM THE GROUP *CEMBRAE* (*PINACEAE*)

Филиал Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
634021 Томск, пр. Академический, 2
Факс (3822) 25-88-55
E-mail: root@ienc.tomsk. ru
Поступила 05.04.2002
Окончательный вариант получен 22.12.2003

Проведен сравнительный анализ морфоструктуры мужских и женских побегов у 12 контрастных географических экотипов 3 российских видов *Pinus* из группы *Cembrae* (*P. sibirica*, *P. pumila* и *P. koraiensis*). У всех 3 видов в мужском ярусе кроны в течение вегетационного периода формируются одна (зимующая) почка и один (весенний) элементарный побег. В женском ярусе кроны в течение вегетационного периода формируются 2 почки и 2 элементарных побега. В начале сезона закладывается почка, из которой без периода покоя развивается летний побег. Затем формируется зимующая почка, из которой в первой половине следующего вегетационного периода развивается весенний побег. Значительные различия между видами и экотипами демонстрируют большое значение структуры годичного побега для адаптации растений к климатическим и иным условиям. Основными направлениями изменений структуры побега с сокращением теплообеспеченности вегетационного периода в ряду *P. koraiensis—P. sibirica—P. pumila*, а также в ряду географических экотипов последнего вида являются убывание функциональной специализации элементарных побегов, редукция летнего побега, сокращение ветвления и заложения репродуктивных структур, увеличение числа латентных почек.

Ключевые слова: *Pinus sibirica, P. pumila, P. koraiensis*, структура годичного побега, экотипы.

Все 3 российских вида *Pinus* из подрода *Haploxylon* (*P. sibirica* Du Tour, *P. pumila* (Pall.) Regel и *P. koraiensis* Sieb. et Zucc.) со времен G. Shaw (1914) и R. Pilger (1926) вместе с альпийско-карпатским *P. cembra* L. и североамериканским *P. albicaulis* Engelm. объединяются в группу *Cembrae*. Из видов группы *Cembrae* морфогенез побега основательно изучен только у *P. sibirica* (Минина, 1971; Некрасова, 1972). У зрелых деревьев в мужском и бесполом ярусах кроны всегда формируется только один (весенний) побег, а в женском ярусе, как правило, два (весенний и летний), которые сильно различаются по структуре и функциям (Горошкевич, 1994). У двух других российских видов *Cembrae* структура и развитие побегов практически не изучены. По *P. pumila* имеются только самые общие сведения о сроках заложения и порядке расположения на весеннем побеге основных типов пазушных органов (Михалевская, 1960; Hanawa, Sasaki, 1970). Строение побега у зрелых деревьев *P. koraiensis* вообще не изучалось. Практически ничего не известно также о внутривидовых климатически обусловленных различиях в морфогенезе. Цель настоящей работы — сравнительный анализ органогенеза и структуры побегов у 12 контрастных географических экотипов 3 российских видов *Pinus* из группы *Cembrae*.

Материал и методика

Материал (зрелые ветви) был собран в сентябре 2000 г. в естественных насаждениях 3 видов (табл. 1). Структура и развитие побегов *P. sibirica* в зоне экологического оптимума (низкогорье Алтая и южная подзона тайги) были детально описаны ранее (Горошкевич, 1992, 1994). Поэтому в настоящую работу включены только данные по северной и юго-восточной окраинам ареала. Шесть экотипов *P. pumila* характеризуют все 3 основные части ареала: прибайкальскую, тихоокеанскую и континентальную, причем последняя представлена высотным профилем от низкогорья до высокогорья. Три экотипа *P. koraiensis* близки по происхождению: крайний север и северо-запад ареала. Материал собирали в типичных для каждого вида растительных ассоциациях. Возраст растений был разным, но во всех случаях использовались зрелые особи, вступившие в генеративную фазу онтогенеза несколько десятков лет назад и не имевшие выраженных признаков старения (от середины фазы G_1 до середины фазы G_3 по стандартной шкале возрастных изменений). Образцы собирали с 3 растений среднего для каждого из насаждений возраста и среднего фитоценотического статуса (негосподствующих и неугнетенных).

У *P. sibirica* женские побеги располагаются в верхней части кроны и характеризуются наиболее сильным ростом, а мужские приурочены к средней части кроны и отличаются слабым ростом (Воробьев, Горошкевич, 1991). Ранее было установлено, что у зрелых деревьев для анализа структуры целесообразно использовать не разнообразные по скорости роста бесполые, а достаточно однородные в этом отношении мужские и женские побеги (Горошкевич, 1994). Поэтому в настоящей работе использовались 2 типа образцов: ветви из мужского (1) и женского (2) ярусов кроны с относительно стабильной на протяжении последних 12—15 лет сексуали-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика объектов исследования

Виды	Экотип	Географическое положение и климат				Характеристика насаждения		Характеристика растений		
		широта	долгота	высота над ур. м., м	сумма температур выше 10 °С	состав	класс бонитета	возраст, лет	высота, м	диаметр ствола, см
Pinus sibirica	1. Тарко-Сале	64°40′ с. ш.	77°41′ в. д.	60	800	4К4Л1Е1Б	V	170	14	24
	2. Красный Чикой	15°15′ с. ш.	109°05′ в. д.	1300	1400	10К	III	240	23	36
	3. Слюдянка	51°30′ с. ш.	103°40′ в. д.	800	1500	8К1П1Л	IV	200	20	26
								120	2	—
P. pumila	5. Могоча	54°00′ с. ш.	119°55′ в. д.	600	1500	6Л4С	IV	150	3	—
	6—7. Хани	56°55′ с. ш.	121°5′ в. д.	1100	1000	10Л	V	200	1.5	—
				1600	600	—	—	150	0.5	—
	8. Горный	50°45′ с. ш.	136°25′ в. д.	600	1600	6Е3П1Л	IV	180	4	—
	9. Циммермановка	51°17′ с. ш.	139°13′ в. д.	100	1800	10Л	Va	200	4	—
	10. Циммермановка	—	—	200	1800	8Е2К	IV	200	22	41
P. koraiensis	11. Пивань	50°30′ с. ш.	137°10′ в. д.	250	1900	6Е4К	III	150	17	20
	12. Известковая	49°05′ с. ш.	131°35′ в. д.	500	2000	6Е4К	II	240	30	48

зацией побегов. С каждого растения собрали по 5 женских и 5 мужских ветвей. На них изучали структуру 10 последних годичных побегов: число элементарных побегов, длину оси и хвои весеннего и летнего побегов (ВП и ЛП соответственно), а также число и расположение пазушных органов: микростробилов (МС), шишек, укороченных (брахибластов) и латеральных удлиненных (ауксибластов) побегов (ББ и ЛАБ, соответственно), спящих почек (СП). В случае опадения пазушных структур их число восстанавливали по следам на коре побегов (Воробьев, Горошкевич, 1989; Vorobjev et al., 1994).

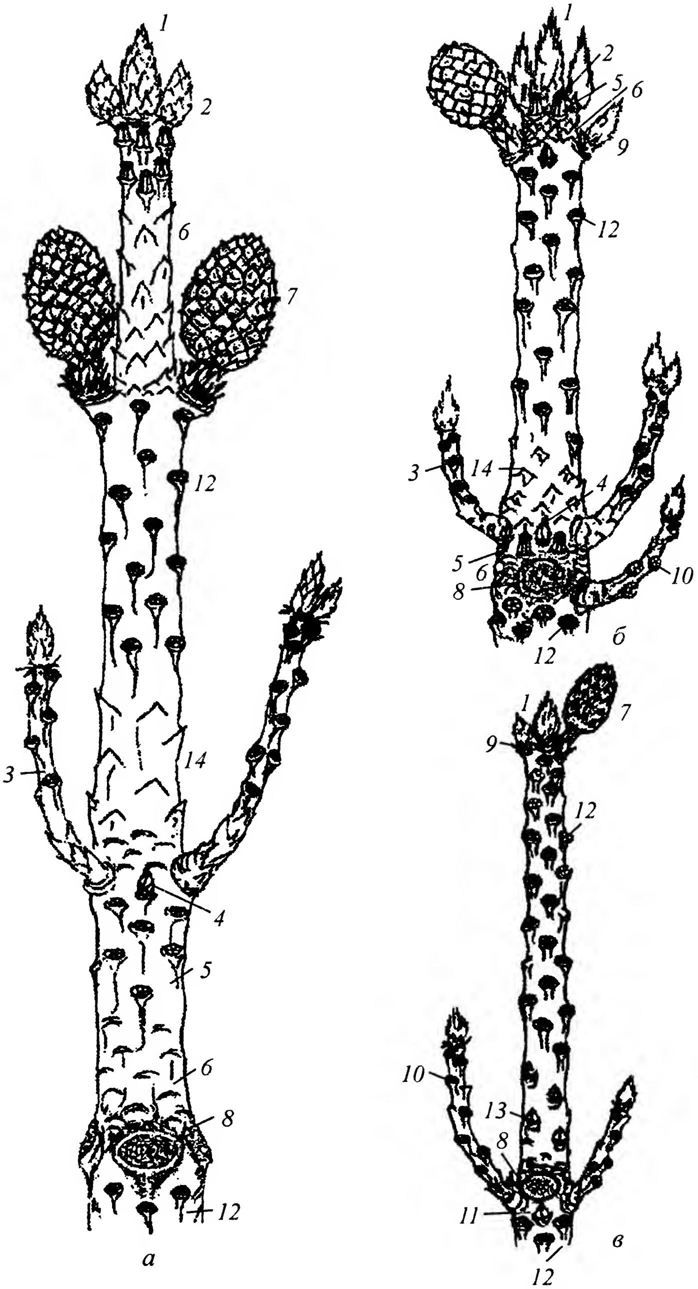
Приведенные в таблицах и на рисунке данные о величине отдельных признаков в каждом из пунктов представляют собой средние из 150 измерений (3 дерева × × 5 ветвей × 10 годичных побегов). Достоверность различий между экотипами определяли при помощи дисперсионного анализа (метод линейных контрастов Шеффе). В таблицах это показано буквами при числах. Наличие одинаковой буквы у двух и более экотипов обозначает отсутствие различий между ними при $P = 0.95$.

Результаты

Генеративные побеги из мужского яруса кроны по большинству использованных количественных признаков мало различаются у изученных видов и экотипов. Их структура в основном совпадает с описанной ранее для *P. sibirica* (Горошкевич, 1994). Если рассматривать всю совокупность побегов из мужского яруса, то среднее число ББ будет заметно больше, чем среднее число МС. Если же использовать для расчета только мужские побеги, то на них доля МС составит 50—75 % от общего числа пазушных образований. В дистальной части побегов обычно располагается или одна СП, или один ЛАБ. Из различий между видами следует упомянуть, в первую очередь, характерное только для *P. pumila* формирование серии СП в проксимальной части побега. Это явление отмечается у всех экотипов, но выражено в разной степени. У прибайкальского экотипа такие СП имели 3 растения и 42 % побегов, а у дальневосточного горного экотипа — лишь одно растение и 12 % побегов. На побегах с МС нет СП этого типа. На бесполых побегах их число варьирует от 1 до 12 шт., составляя в среднем 4—8 шт. Даже с учетом того, что проксимальные СП имеются далеко не на всех побегах, их среднее число в 2—6 раз превышает число обычных (дистальных) СП, а общее число СП у *P. pumila* оказывается в 6—10 раз больше, чем у двух других видов. С увеличением возраста побега часть проксимальных СП гибнет. На интактных ветвях не было отмечено ни одного случая их пролиферации в первые 10 лет жизни. За этот же период в среднем 5 % дистальных СП у всех 3 видов давали очень слабые боковые побеги.

В составе и взаиморасположении элементов женского побега у 3 видов имеется много общего (см. рисунок). Образование двух элементарных побегов за один вегетационный период возможно у всех 3 видов. В зимующей почке содержится только один (весенний) зачаточный побег, причем в его дистальной части располагаются крупные недифференцированные примордии будущих шишек. Апикальная меристема прикрыта несколькими катафиллами, лишенными пазушных примордиев. Никаких элементов второго зачаточного побега в зимующих почках нет, что позволяет рассматривать его как летний, заложение и растяжение которого происходит на протяжении одного вегетационного периода.

Изученные виды существенно различаются по структуре женских побегов (см. рисунок). Наиболее важные различия касаются стабильности женской сексуализации и наличии ЛП. В этом отношении 2 древовидных вида очень похожи, при-



Женские побеги *Pinus koraiensis* (*а*), *P. sibirica* (*б*) и *P. pumila* (*в*) в состоянии зимнего покоя с удаленной хвоей.

1 — терминальная почка, *2* — латеральная вегетативная почка на летнем побеге, *3* — латеральный ауксибласт на летнем побеге, *4* — спящая почка на летнем побеге, *5* — брахибласт на летнем побеге, *6* — стерильные катафиллы летнего побега, *7* — 1-летняя шишка (озимь), *8* — след от созревшей шишки, *9* — латеральная вегетативная почка на весеннем побеге, *10* — латеральный ауксибласт на весеннем побеге, *11* — дистальная латентная почка на весеннем побеге, *12* — брахибласт на весеннем побеге, *13* — проксимальная латентная почка на весеннем побеге, *14* — стерильные катафиллы весеннего побега.

чем внутривидовые различия между экотипами также невелики. *P. pumila* сильно отличается от них. Так, доля побегов с шишками у *P. sibirica* составляет 88—93, у *P. koraiensis* — 90—97, а у *P. pumila* — 44—87 %. В пределах вида наименее стабильная женская сексуализация отмечается у северных и высокогорных экотипов. Достоверные различия имеются только у *P. pumila*, причем его равнинный дальневосточный экотип в этом отношении ближе к древовидным видам, чем к остальным (горным) экотипам.

Степень и характер изменчивости по встречаемости ЛП очень близки к только что описанным. У древовидных видов лишь северные экотипы иногда (8—10 %) не имеют ЛП на женских ветвях. У остальных экотипов отсутствие ЛП — большая редкость. *P. pumila* характеризуется значительно меньшей встречаемостью ЛП. Даже у наиболее близкого в этом отношении к древовидным видам равнинного дальневосточного экотипа чуть более половины годичных побегов имеют сложную структуру. У прибайкальского и высокогорного континентального экотипов встречаемость ЛП составляет всего 15 %.

У обоих древовидных видов наличие шишек практически гарантирует образование ЛП, а ЛП при отсутствии шишек встречаются редко. У *P. pumila* последний вариант отмечен еще реже, а наличие шишек не гарантирует образование ЛП. Лишь у равнинного дальневосточного и низкогорного континентального экотипов ЛП на собственно женских побегах чаще имеется, чем отсутствует. У остальных экотипов большинство женских побегов имеют простую структуру.

Рассмотрим различия между видами и экотипами на примере тех случаев, когда годичный побег имеет сложную структуру (табл. 2). Изученные виды очень похожи по общему числу пазушных образований. Различия выражены лишь между экотипами, причем с увеличением теплообеспеченности вегетационного периода число пазушных структур возрастает. Эта закономерность особенно четко выражена у *P. pumila*. Доля ЛП от общего количества пазушных структур на годичном побеге у этого вида минимальная, у *P. sibirica* несколько выше, а у *P. koraiensis* самая высокая. Изменчивость длины годичного побега повторяет изменчивость общего числа пазушных структур. Однако различия между экотипами выражены более ярко, так как с увеличением возраста деревьев (*P. sibirica*, *P. koraiensis*) и теплообеспеченности вегетационного сезона (*P. pumila*) сокращается не только число метамеров, но и длина междоузлий.

Длина хвои на ВП у *P. pumila* существенно меньше, чем у двух других видов. Внутривидовая изменчивость по этому признаку в сглаженном виде повторяет изменчивость по длине побега и общему числу метамеров. По длине хвои на ЛП различия между видами гораздо больше: *P. sibirica* достоверно уступает *P. koraiensis* и достоверно превосходит *P. pumila*. Различия между экотипами несущественны. Хвоя на ЛП у всех 3 видов значительно короче, чем на ВП. Превосходство ВП по этому признаку наиболее выражено у *P. pumila*, а наименее — у *P. koraiensis*.

У всех 3 видов в основании ВП располагаются стерильные катафиллы, а остальную часть побега занимают фертильные катафиллы с ББ, СП, ЛАБ и шишками (табл. 3). Именно в такой последовательности эти 4 типа пазушных структур располагаются на генетической спирали побегов *P. sibirica* и *P. koraiensis*. У *P. pumila* часто встречаются дополнительные СП, компактно расположенные в проксимальной части побега между стерильными катафиллами и ББ. Несмотря на очень широкое распространение, проксимальные СП являются наименее стабильным элементом побега. Их встречаемость не имеет определенной зависимости от теплообеспеченности вегетационного периода. Так, они наиболее обильны в прибайкальской и низкогорной континентальной популяциях, но совершенно отсутствуют или встре-

ТАБЛИЦА 2

Количественные признаки годичного побега на ветвях из женского яруса кроны

Признаки	Виды и экотипы											
	Pinus sibirica			*Pinus pumila*						*Pinus koraiensis*		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Число пазушных структур												
на годичном побеге, шт.	44.1 бв	33.5 в	47.7 бв	52.5 бв	47.9 бв	37.9 в	32.6 в	57.4 аб	65.1 а	35.6 в	66.3 а	51 бв
на весеннем побеге, шт.	38.7 бв	27.9 в	41.6 бв	50 а	45.4 аб	34.7 в	29.1 в	54.3 а	57.7 а	24.7 в	46.8 аб	38.4 бв
на летнем побеге, шт.	5.3 в	5.6 в	6.1 бв	2.5 г	2.5 г	3.2 г	3.4 г	3.1 г	7.4 бв	10.9 аб	19.5 а	12.8 аб
на летнем побеге, %	12	17	13	5	5	8	10	5	11	31	29	25
Длина												
годичного побега, см	6 вг	4 г	7.1 в	7.1 в	6.5 в	3.1 г	2.4 г	10 б	9.5 б	9 бв	21.4 а	12.1 б
весеннего побега, см	5.7 вг	3.8 г	6.8 в	6.8 в	6.2 в	2.9 вг	2.3 г	9.6 б	8.9 б	7.5 бв	15.6 а	9 б
летнего побега, см	0.3 в	0.2 в	0.3 в	0.3 в	0.3 в	0.2 в	0.1 в	0.4 в	0.6 в	1.5 б	5.8 а	3.1 а
летнего побега, %	5	5	4	4	5	6	4	4	6	17	27	26
Длина хвои												
весеннего побега, см	9.9 б	10.1 б	11.2 аб	7.9 бв	7.5 в	6.4 в	—	8.6 бв	8.1 бв	10.7 аб	13.1 а	11.2 аб
летнего побега, см	4.6 б	5 б	5.8 б	3.2 в	3.1 в	2.2 в	—	3.4 в	2.9 в	6.6 а	9 а	8.1 а
летнего побега, % от длины хвои весеннего побега	46	50	52	41	41	35	—	40	36	62	69	72

Примечание. Числовые обозначения экотипов здесь и далее совпадают с их обозначением в табл. 1.

ТАБЛИЦА 3

Количественные признаки весеннего побега на ветвях из женского яруса кроны

Признаки	Виды и экотипы											
	Pinus sibirica			*Pinus pumila*						*Pinus koraiensis*		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Побеги из женского яруса кроны												
Число проксимальных спящих почек, шт.	—	—	—	4.64 а	2.48 а	0.23 б	0.6 б	2.22 а	0 б	—	—	—
Число брахибластов, шт.	35.0 б	25.0 в	38.0 б	40.0 а	38.0 аб	31.0 бв	25.6 в	46.0 а	52.0 аб	21.3 в	43.0 аб	35.0 б
Число дистальных спящих почек, шт.	0.98 а	0.51 б	1.0 а	0.80	0.70 аб	1.39 а	1.32 а	0.90 а	0.82 а	0.14 в	0.28 в	0.18 в
Число латеральных ауксибластов, шт.	0.62 бв	0.43 в	0.43 в	3.0 а	2.5 а	0.9 б	1.0 б	3.5 а	1.72 аб	0.22 г	0.32 г	0.27 г
Число шишек, шт.	2.05 б	1.94 б	2.12 б	1.50 в	1.75 в	1.20 вг	0.59 г	1.63 в	2.68 аб	3.0 а	3.20 а	2.90 а
Собственно женские побеги												
Число латеральных ауксибластов, шт.	0.55 в	0.40 в	0.42 в	2.50 а	2.0 а	0.65 в	0.70 в	2.90 а	1.58 б	0.08 г	0.02 г	0.01 г
Число шишек, шт.	2.11 б	2.00 б	2.23 б	1.91 б	2.20 б	1.84 б	1.32 в	2.11 б	3.16 а	3.60 а	3.5 а	3.1 а

чаются крайне редко соответственно в равнинной дальневосточной и среднегорной континентальной популяциях. Даже в популяциях с высокой частотой образования проксимальных СП их имеют в среднем лишь 50 % побегов. Число СП на таких побегах варьирует от 2 до 26 шт., а в среднем составляет 4—10 шт. Ни одного случая их пролиферации не отмечено. К 10-летнему возрасту 70—80 % проксимальных СП гибнут.

Бóльшую часть (80—90 %) пазушных структур весеннего побега в женском ярусе кроны у всех 3 видов составляют ББ. В дистальной части побега компактно расположены дистальные СП, ЛАБ и шишки. У *P. sibirica* и *P. pumila* в дистальной части весеннего побега обычно имеется одна СП. Различия между экотипами по этому признаку несущественны. Лишь у забайкальского экотипа *P. sibirica* дистальных СП несколько меньше из-за большого возраста изученных деревьев. На побегах *P. koraiensis* дистальные СП встречаются редко. Их имеют лишь 14—38 % побегов. За первые 10 лет жизни у всех видов и экотипов гибнут 70—80 %, а дают побеги 5—7 % дистальных СП.

По числу ЛАБ изученные виды сильно различаются. У *P. koraiensis* их очень мало, а на побегах с шишками практически нет. У *P. sibirica* ЛАБ достоверно больше: в среднем 0.5 шт. на побег. Различия между экотипами по этому признаку у обоих древовидных видов несущественны. *P. pumila* характеризуется обильным заложением ЛАБ на ВП (в 2—7 раз больше, чем у *P. sibirica* и в 4—10 раз больше, чем у *P. koraiensis*). На побегах с шишками число этих органов заметно меньше, чем на побегах без шишек. У *P. pumila* имеются существенные различия между экотипами. Экотипы с высокой и низкой теплообеспеченностью вегетационного периода (дальневосточный равнинный, средне- и высокогорный континентальные) имеют минимальное число ЛАБ.

Максимальное число шишек на побеге характерно для *P. koraiensis*. У этого вида не являются редкостью побеги с 6, 7 и даже 8 шишками. Число шишек на побегах *P. sibirica* существенно меньше. Экотипы обоих древовидных видов не различаются по этому признаку. Напротив, экотипы *P. pumila* сильно различаются по числу шишек на побегах. Равнинный дальневосточный экотип в этом отношении близок к *P. koraiensis*, средне- и низкогорные экотипы — к *P. sibirica*, высокогорный экотип отличается очень слабым заложением шишек.

На ЛП в женском ярусе кроны у всех 3 видов встречаются 3 типа пазушных структур — ББ, СП и ЛАБ (табл. 4). При наличии всех 3 перечисленных типов они закладываются строго в указанной последовательности. Полный набор органов только у *P. sibirica* встречается чаще (60—75 % побегов), чем неполный. У *P. koraiensis* и *P. pumila* большая часть ЛП (соответственно 65—78 и 70—97 %) не содержат полного набора типов пазушных структур. Большинство ЛП *P. sibirica* имеет несколько ББ, одну СП и 1—2 ЛАБ. На ЛП *P. koraiensis* доля ББ существенно выше, а доля СП во много раз ниже, чем у *P. sibirica*. Различия между экотипами невелики. У северных экотипов доля СП несколько увеличивается за счет снижения доли ББ. *P. pumila* резко отличается от двух других видов пониженной долей ББ. Напротив, доля ЛАБ и особенно СП у этого вида многократно выше, чем у древовидных видов. Различия между экотипами очень велики. Встречаемость, число и доля ББ закономерно возрастают с увеличением теплообеспеченности вегетационного периода. По соотношению между СП и ЛАБ экотипы *P. pumila* достаточно четко делятся на 2 группы. Обильное заложение СП характерно для крайних по теплообеспеченности экотипов: дальневосточного равнинного и континентального средне- и высокогорного. У прибайкальского и обоих низкогорных экотипов число СП на ЛП невелико (как у *P. sibirica*).

ТАБЛИЦА 4

Количественные признаки летнего побега на ветвях из женского яруса кроны

Признаки	Виды и экотипы											
	Pinus sibirica			*Pinus pumila*						*Pinus koraiensis*		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Встречаемость пазушных структур, % от числа побегов												
Брахибласты	85	90	95	5	9	38	11	16	46	100	100	100
Спящие почки	86	66	74	55	60	100	100	70	87	33	35	22
Латеральные ауксибласты	88	85	95	90	85	46	11	86	69	97	100	100
Число пазушных структур, шт. на побег												
Брахибласты	3.0 б	3.5 б	3.7 б	0.2 в	0.3 в	0.4 в	0.1 в	0.5 в	2.2 бв	7.2 а	15.2 а	9.6 а
Спящие почки	1.0 б	0.7 б	0.8 б	0.6 б	0.7 б	2.3 а	3.1 а	0.8 б	3.7 а	0.39 в	0.3 в	0.2 в
Латеральные ауксибласты	1.3 в	1.4 в	1.6 в	1.7 в	1.5 в	0.5 г	0.33 г	1.8 в	1.5 в	3.3 аб	4.0 а	2.8 б
Число пазушных структур, % от общего количества												
Брахибласты	57	63	61	8	12	13	3	16	29	66	78	76
Криптобласты	19	13	13	24	28	71	88	26	50	4	2	2
Латеральные ауксибласты	24	24	26	68	60	16	9	38	21	30	20	22

У всех 3 видов основным типом пазушных структур на годичном побеге являются ББ (80—90 % от общего числа пазушных структур). Большая часть ББ расположена на ВП. Доля ЛП наиболее велика у *P. koraiensis* (22—26 %). У *P. sibirica* она значительно меньше (7—12 %), а у *P. pumila* ничтожно мала (2 % у дальневосточного равнинного экотипа и менее 1 % у всех остальных).

СП наиболее редки у *P. koraiensis* (0.7—1.4 % от общего числа пазушных структур), причем более половины их расположены на ЛП (52—72 %). У *P. sibirica* доля СП значительно выше (3.6—4.4 %), и они примерно поровну распределены между двумя элементарными побегами. Особенно обильное заложение СП характерно для *P. pumila* (4.6—11.0 % от общего числа пазушных структур). Между экотипами *P. pumila* имеются большие различия по этому признаку, а также по расположению СП на годичном побеге. Наименьшая доля СП характерна для равнинного дальневосточного экотипа, причем 72 % от их общего количества приходится на ЛП. У прибайкальского и обоих низкогорных экотипов доля ЛП не превышает 7 %, а на ВП большинство СП расположены в его проксимальной части (67—84 %).

Максимальная доля ЛАБ (от общего числа пазушных структур) характерна для *P. koraiensis* — 5.9—9.3 %. Почти все эти органы (92—95 %) расположены на ЛП. У *P. sibirica* доля ауксибластов несколько меньше (4.2—5.4 %), а их приуроченность к ЛП выражена не так ярко (65—79 %). *P. pumila* и по этим признакам отличается большим разнообразием: доля ЛАБ варьирует от 2.8—3.5 % у высоко- и среднегорного экотипов до 5.0—7.2 у низкогорных и дальневосточного равнинного экотипов. Большая часть ЛАБ образуются на ВП. Доля ЛП варьирует от 5—10 % у прибайкальского, средне- и высокогорного экотипов до 33 % у дальневосточного равнинного экотипа.

Шишки составляют 2.0—8.6 % от общего числа пазушных структур на женских ветвях. Два древовидных вида в этом отношении близки. Доля шишек у них не ниже 4.4 %. Для *P. pumila* это значение признака, напротив, является максимальным (дальневосточный равнинный экотип). Минимальная доля шишек (2.0 %) отмечена у высокогорного экотипа.

Обсуждение

Анализ приведенных результатов показывает, что 3 изученных вида имеют много общего в структуре годичного побега. В мужском ярусе кроны он состоит из единственного элементарного побега, а в женском — из двух: основного (весеннего) и дополнительного (летнего.) Большая часть различий между видами и экотипами, изученными в настоящей работе, относятся к женским побегам. Поэтому именно на них и будет сосредоточено обсуждение результатов. У всех 3 видов ЛП образуется не всегда и значительно уступает ВП по числу метамеров, длине оси и хвои. Общность структуры годичного побега у *Pinus* обычно рассматривается как свидетельство общности происхождения видов. М. И. Агамирова (1971) установила, что из 8 средиземноморских видов только 5 имеют полициклические годичные побеги, причем, все они являются третичными реликтами. По R. Lanner (1976), регулярное образование ЛП характерно для видов, произрастающих в районах с длинным вегетационным периодом, короткой и теплой зимой. В таких условиях сочетание гарантированного фиксированного роста ВП со свободным ростом ЛП обеспечивает оптимальное использование климатических ресурсов среды. Наличие ЛП у всех 3 изученных видов позволяет предположить, что их гипотетический общий предок, скорее всего, формировался в более мягком климате, чем тот, который характерен для нынешней таежной зоны.

У видов *Pinus*, которые в настоящее время произрастают в южной половине умеренного пояса или субтропиках, ЛП близки по размеру к ВП (Tepper, 1963; Lanner, 1970; Sirikul, Kanninen, 1990). Поэтому длина годичного побега в одинаковой мере определяется условиями прошлого и текущего года, что создает определенную защиту от неблагоприятных условий отдельных лет (Lanner, 1976). У изученных видов ЛП многократно уступает ВП по длине и числу пазушных структур. Примерно такое же соотношение двух элементарных побегов характерно и для американского бореального вида *P. strobus* из близкой группы *Strobi* (Paul, 1957; Owston, 1968). Это явное приспособление к сравнительно суровым климатическим условиям. Последнее четко прослеживается и при сравнении видов между собой. Минимальные встречаемость и размер ЛП характерны для субарктическо-субальпийского *P. pumila*, максимальные — для неморального *P. koraiensis*. Бореальный *P. sibirica* занимает промежуточное положение. Само функциональное назначение элементарных побегов существенно различается у 3 видов. Рост ветви в длину осуществляется, главным образом, за счет ВП. Лишь у *P. koraiensis* ЛП вносит заметную лепту в этот процесс. У двух других видов его междоузлия обычно вообще не растягиваются. Основная масса хвои у всех 3 видов располагается на ВП.

Существенное участие ЛП в ассимиляции характерно только для *P. koraiensis*. У *P. sibirica* брахибластов на ЛП совсем мало, а их хвоя слаборазвита. У *P. pumila* ЛП практически не участвует в формировании листового аппарата. Наиболее велики различия между видами по участию двух типов элементарных побегов в ветвлении. У *P. koraiensis* оно осуществляется почти исключительно за счет ЛП, у *P. sibirica* — в основном за счет ЛП, а у *P. pumila* — в основном за счет ВП.

Таким образом, с увеличением продолжительности и теплообеспеченности вегетационного периода явно нарастает функциональная специализация каждого из двух элементарных побегов. Это особенно хорошо заметно на примере функций плодоношения и ветвления: у *P. pumila* они почти полностью совмещены на весеннем побеге, а у *P. koraiensis* почти полностью разделены между двумя элементарными побегами. Причина очевидна: в области распространения *P. koraiensis* полное развитие двух побегов гарантировано, а в области распространения *P. pumila* не гарантировано климатом. Поэтому в первом случае естественный отбор поддерживал, а во втором не поддерживал разделение функций между побегами.

Различия между экотипами по структуре женских побегов у *P. sibirica* и *P. koraiensis* невелики и связаны скорее с возрастом использованных деревьев, чем с климатом. Если у *P. koraiensis* отсутствие климатически обусловленных различий можно было бы объяснить почти одинаковым климатом в районах исследования, то для *P. sibirica* этого объяснения явно недостаточно, ибо в работе использованы как раз контрастные в климатическом отношении экотипы. Более того, привлечение к анализу результатов, полученных в наиболее благоприятных для *P. sibirica* условиях Северо-Восточного Алтая (Горошкевич, 1994) и южной подзоны тайги Западной Сибири (Горошкевич, Велисевич, 1992), показывает, что даже в крайних по климатическим условиям частях ареала структура годичного побега у этого вида на удивление единообразна. Последнее, по нашему мнению, связано с тем, что и климатические различия в пределах ареала *P. sibirica* не так уж велики. На всем протяжении ареала — это умеренно холодный и умеренно континентальный климат Западно- и Южно-Сибирской тайги.

У *P. pumila* влияние возраста растений на структуру побега не прослеживается. Это вполне естественно, так как ярко выраженная способность к образованию придаточных корней обусловливает непрерывное омоложение растений (Меженный, 1958; Моложников, 1975; Хоментовский, 1995). Наоборот, климатически обусловленные различия между экотипами велики и достоверны. По нашему мнению, это связано с очень большим разнообразием климата внутри ареала. Даже в пределах той небольшой выборки экотипов, которая использована в настоящей работе, климат варьирует от очень холодного и резко континентального, совершенно непригодного для *P. sibirica*, до сравнительно теплого океанического, вполне приемлемого для *P. koraiensis*. Главной причиной распространения *P. pumila* в столь широком климатическом диапазоне, по-видимому, является стланиковая форма роста, позволяющая виду и успешно выживать в крайне суровых условиях, и успешно конкурировать с прямостоячими деревьями в условиях благоприятных. Вполне естественно, что разнообразие структуры годичного побега отражает разнообразие климатических и иных условий в пределах ареала *P. pumila*. При этом наблюдается достаточно четкая закономерность: чем больше продолжительность и теплообеспеченность вегетационного периода, тем структура побега ближе к характерной для древовидных видов. Увеличение встречаемости ЛП и числа метамеров на нем отражает целесообразность более полного использования климатических ресурсов. Стабильность женской сексуализации побегов, число заложившихся шишек и их доля от общего числа метамеров также закономерно возрастают в ряду от континентального высокогорного к дальневосточному равнинному экотипу. По-видимому, это в известной мере отражает изменение в соотношении вегетативного и семенного возобновления вида.

Значительными и очень характерными оказались различия между видами и экотипами по встречаемости СП и их расположению на побегах. ЛП представляет собой пазушный орган, меристема которого изначально характеризуется пониженной и непродолжительной в сезонном цикле развития митотической активностью (Powell, 1974; Owens, Molder, 1973). Поэтому вполне естественно, что СП наиболее характерны для слаборастущих побегов: число и особенно доля СП возрастает с сокращением размера побега в ряду *P. koraiensis—P. sibirica—P. pumila*. Если экотипы древовидных видов похожи и в этом отношении, то экотипы *P. pumila* довольно разнообразны. Тенденция та же. Число и доля СП увеличивается с сокращением размера побега в ряду от дальневосточного равнинного к континентальному высокогорному экотипу. Адаптивное значение этой связи вполне понятно. СП — это резервный орган, обеспечивающий регенерацию ассимиляционного аппарата в случае его повреждения под действием внешних факторов. Вероятность таких повреждений возрастает в суровых климатических условиях. Поэтому и сформировался физиологический механизм, увеличивающий заложение СП с сокращением скорости роста побегов.

Регенерация побегов в случае их повреждения морозом или насекомыми — не единственная функция СП. У многих видов деревьев побегообразование из СП обеспечивает формирование вторичных систем ветвления (Harmer, 1990; Гордиенко, Гордиенко, 1992, и др.). *P. sibirica* характеризуется мощным развитием вторичной кроны в возрасте 200—300 лет (Скороходов, 1992; Горошкевич, Велисевич, 2000). Это становится возможным и целесообразным из-за низкой сомкнутости абсолютного большинства сибирских кедровников (Смолоногов, 1990, и др.) и, как следствие, высокого уровня освещенности под пологом леса. Для дальневосточных кедровников характерны многоярусное строение и высокая сомкнутость (вертикальная и горизонтальная) на всех этапах их восстановительно-возрастной динамики (Колесников, 1956, и др.). В таких условиях сколько-нибудь значительное развитие вторичной кроны вряд ли возможно. Не исключено, что именно поэтому естественный отбор не поддерживает образование большого числа СП, и их доля на побегах *P. koraiensis* 3—4 раза меньше, чем у *P. sibirica.*

Еще одна функция СП — образование стеблеродных придаточных корней (Bannan, 1942, и др.). Недавно корни предположительно такого происхождения обнаружены у *P. sibirica* на верхней границе распространения в горах (Горошкевич, Кустова, 2002). Если у древовидных видов ризогенез из СП почек может иметь реальное значение только на окраинах ареала, то у *P. pumila* образование стеблеродных придаточных корней происходит повсеместно и регулярно, является важнейшим элементом жизненной стратегии вида (Моложников, 1975; Хоментовский, 1995, и др.). Возможно, что заложение очень большого числа СП на побегах *P. pumila* связано именно с этой особенностью вида.

Интересно, что все признаки, связанные с заложением СП у *P. pumila* (их число, доля от общего числа метамеров, расположение на побеге), очень лабильны во всех формах изменчивости: на одной ветви в разные годы, на разных ветвях одного растения, у разных особей одной популяции и у разных экотипов. По-видимому, эта группа признаков в настоящее время находится на этапе становления, является объектом активного естественного отбора. В разных частях ареала данный процесс имеет свои особенности. Об этом, в частности, свидетельствует разнообразие экотипов по срокам заложения СП и их положению на годичном побеге. В суровых климатических условиях они (как и все остальные органы) закладываются на весеннем побеге, а в благоприятных (дальневосточный равнинный экотип) — главным образом, на ЛП. И в том, и в другом случае СП занимают на элементарном побеге свое обычное место: между ББ и ЛАБ. У пяти экотипов *P. pumila* из шести СП найдены также и в совершенно необычном для *Pinus* месте — в проксимальной части ВП. Наличие и число таких СП — самый лабильный из всех признаков, характеризующих органогенез. Даже у тех экотипов, где проксимальные СП обычны и многочисленны, имеются растения, у которых они совершенно отсутствуют. Проксимальные СП необычны не только по положению на побеге, но и по своему «поведению»: не обнаружено ни одного случая пролиферации в первые 10 лет их жизни. Возможно, что это относительно недавнее и перспективное новообразование — специализированные органы для регенерации придаточных корней.

Таким образом, общность структуры годичного побега подтверждает единство происхождения 3 российских видов *Pinus* из группы *Cembrae*, а значительные различия между видами и экотипами демонстрируют большое значение рассмотренного комплекса признаков для адаптации растений к климатическим и иным условиям. Основными направлениями изменений структуры побега с сокращением теплообеспеченности вегетационного периода в ряду *P. koraiensis—P. sibirica—P. pumila*, а также в ряду географических экотипов последнего вида являются убывание функциональной специализации элементарных побегов, редукция летнего побега, сокращение ветвления и заложения репродуктивных структур и увеличение числа латентных почек. Особенно обильное заложение последних на побегах *P. pumila* предположительно связано с возможностью их трансформации в придаточные корни при формировании жизненной формы стланца.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49795).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агамирова М. И. Ритм роста годичных побегов у некоторых видов сосны на Апшероне // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. 1971. Вып. 78. С. 52—57.

Воробьев В. Н., Горошкевич С. Н. Методика ретроспективного изучения динамики мужского «цветения» *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 554—557.

Воробьев В. Н., Горошкевич С. Н. Генеративная ярусность кроны кедра сибирского // Лесоведение. 1991. № 1. С. 42—48.

Гордиенко М. И., Гордиенко Н. М. Морфологические особенности водяных побегов ясеня обыкновенного // Лесоведение. 1992. № 3. С. 61—68.

Горошкевич С. Н. Взаимосвязь вегетативного и генеративного органогенеза и роста женских побегов кедра сибирского в погодичной динамике // Изв. РАН. Сер. биол. 1992. № 3. С. 368—377.

Горошкевич С. Н. О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 63—71.

Горошкевич С. Н., Велисевич С. Н. О соотношении вегетативного и генеративного органогенеза у кедра сибирского // Онтогенез. 1992. Т. 23. № 3. С. 268—276.

Горошкевич С. Н., Велисевич С. Н. Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica*) на генеративном этапе онтогенеза // Сиб. бот. журн. 2000. Т. 2. № 1. С. 110—122.

Горошкевич С. Н., Кустова Е. А. Морфогенез жизненной формы стланика у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243—249.

Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л., 1956. 261 с.

Меженный А. А. Некоторые особенности роста и формирования деревьев кедра и кустов кедрового стланика в Южной Якутии // Научн. сообщ. Якутск. филиала СО АН СССР. 1958. Вып. 1. С. 96—103.

Минина Е. Г. О морфогенезе кедра сибирского // Лесоведение. 1971. № 4. С. 27—36.

Михайлевская О. Б. О биологии кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.) на Камчатке // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1960. № 3. С. 136—141.

Моложников В. Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М., 1975. 203 с.

Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. 272 с.

Скороходов С. Н. Некоторые экологические аспекты формирования крон кедра сибирского // Проблемы кедра. Томск, 1992. Вып. 5. С. 131—137.

Смолоногов Е. П. Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины. Свердловск, 1990. 288 с.

Хоментовский П. А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) на Камчатке. Владивосток, 1995. 227 с.

Bannan M. W. Notes of the origin of adventitious roots in the native Ontario conifers // Am. J. Bot. 1942. Vol. 29. N 5. P. 593—598.

Hanawa J., Sasaki Y. A preliminary study on the shoot apex of *Pinus pumilia* // Bull. Fac. Educ. Hirosaki Univ. 1970. Vol. 23. P. 12—16.

Harmer R. The timing of canopy and epicormic shoot growth in *Quercus robur* L. // Forestry. 1990. Vol. 63. N 3. P. 279—283.

Lanner R. M. Origin of the summer shoot of Pinion pines // Canad. J. Bot. 1970. Vol. 48. N 10. P. 1759—1765.

Lanner R. M. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential // Tree phisiology and yield improvement, 1976. P. 223—243.

Owens J. N., Molder M. Bud development in western hemlock. I. Annual growth cycle of vegetative buds // Canad. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 11. P. 2223—2231.

Owston P. W. Multiple flushing in eastern white pine // For. Sci. 1968. Vol. 14. N 1. P. 66—67.

Paul B. H. Double branch whorls in white pine // For. Sci. 1957. Vol. 3. N 1. P. 71—72.

Pilger R. Genus *Pinus* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Ed. by A. Engler and K. Prantl. Leipzig, 1926. Bd 13. *Cymnospermae*. S. 120—183.

Powell G. R. Initiation and development of lateral buds in *Abies balsamea* // Canad. J. Forest Res. 1974. Vol. 4. N 4. P. 458—469.

Shaw G. R. The genus *Pinus*. Cambridge, 1914. 96 p.

Siricul W., Kanninen M. Shoot growth and its variation in *Pinus kesiya* // Sylva Fenn. 1990. Vol. 24. N 3. P. 303—313.

Tepper H. B. Dimensional and zonational variation in dormant shoot apices of *Pinus ponderosa* // Am. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 6. P. 589—596.

Vorobjev V. N., Goroshkevich S. N., Savchuk D. A. Method of retrospective study of seminiference dynamics in *Pinaceae* // Proc. of international workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge. Ogden, 1994. P. 201—204.

SUMMARY

The morphological structure of mature male and female shoots in 12 contrasting climatic ecotypes of three Russian *Pinus* species from *Cembrae* group (*P. sibirica*, *P. pumila* и *P. koraiensis*) was examined. In all species, male shoots produce one (winter) bud and one (spring) elementary shoot during the growing season. Female shoots were found to initiate two buds and two elementary shoots during the growing season. At the beginning of the season a temporary bud is initiated giving rise to the summer shoot, which forms during the season without any period of dormancy. Then a winter bud forms to produce the first (spring) elementary shoot in the beginning of the next season. There are short shoots, dormant buds, and lateral long shoots on each elementary shoot. Differences in annual shoot structure between species and ecotypes were shown and discussed.

УДК 581.6 + 630*187.1 : 547.9 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© В. Т. Ярмишко, М. А. Ярмишко

РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

V. T. YARMISHKO, M. A. YARMISHKO. THE RADIAL INCREMENT OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) AT THE NORTHERN LIMIT OF ITS DISTRIBUTION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс 2344512
E-mail: vasily@VY1490.spb.edu

Поступила 01.11.2001
Окончательный вариант получен 12.02.2004

Впервые проведены детальные исследования особенностей радиального прироста сосны обыкновенной в естественных условиях и под влиянием промышленного атмосферного загрязнения на северном пределе ее распространения в сосняках лишайниковых и зеленомошных III—XX классов возраста. На фоне выявленных естественных флуктуаций радиального прироста сосны на Кольском Севере установлены существенные изменения его под влиянием атмосферных загрязнителей. При этом получена значимая негативная корреляция между приростом сосны по диаметру и объемом токсических веществ, выбрасываемых в атмосферу комбинатом по выплавке цветных металлов. Под влиянием сильного загрязнения интенсивность радиального прироста всех изученных возрастных групп древостоев снижается до минимальных размеров, не превышая при этом 0.05—0.08 мм/год. Не редко отмечены случаи частичного или полного выпадения годичных слоев древесины.

Ключевые слова: радиальный прирост, *Pinus sylvestris*, европейский Север, естественные условия, атмосферное загрязнение, корреляция.

Долговременный детальный анализ структуры годичных слоев древесины, традиционно называемый дендрохронологией или дендроклиматологией (Булыгин, Ярмишко, 2001), в настоящее время продолжает интенсивно развиваться. Он выходит за рамки теоретических интересов и начинает все больше играть прикладную роль. Погодичная динамика радиального прироста деревьев отражает не только комплекс факторов, имеющих многолетнюю изменчивость (Комин, 1970; Битвинскас, 1974; Fritts, 1976; Hustich, 1978; Ловелиус, 1979; Шиятов, 1986), но в этой характеристике фиксируются результаты внутривидовой конкуренции между деревьями, находят отражение результаты антропогенного воздействия на лесные экосистемы (рубки, пожары, мелиорации, атмосферное загрязнение и др.), а также другие сложные процессы, протекающие в природных сообществах (Havas, Huttunen, 1972; Цветков, Цветкова, 1985; Ловелиус, Ярмишко, 1990; Юкнис, 1990; Ярмишко, 1990, 1997, 1999; Nöjd, 1993; Nöjd, Kauppi, 1995; Spiecker et al., 1996; Булыгин, Ярмишко, 2001).

В связи с этим очень важным и актуальным является изучение радиального прироста не только как показателя биологической продуктивности лесных экосистем, но и как фактической основы для оценки эффектов популяционных взаимоотношений, в частности, выяснения причин индивидуальной изменчивости и устойчивости отдельных видов древесных растений под влиянием антропогенных факторов.

Цель настоящей работы — изучить и оценить влияние природных и антропогенных факторов, главным образом промышленного атмосферного загрязнения, на радиальный прирост сосны обыкновенной разного возраста и жизненного состояния в условиях Кольского Севера.

Материал и методика

Многолетние комплексные исследования проводились на постоянных пробных площадях (ППП) в сообществах *Pinus sylvestris* L., относящихся к двум наиболее распространенным на Кольском п-ове группам ассоциаций — соснякам лишайниковым и зеленомошным на иллювиально-железистых подзолистых почвах. Краткая таксационная характеристика исследованных древостоев сосны обыкновенной на ППП представлена в табл. 1. Характерной особенностью сосновых лесов на Европейском Севере является низкая их продуктивность и редкостойность, особенно в спелом и перестойном возрасте. Древостои V—V^{а} классов бонитета занимают в лесном фонде Мурманской обл. около 85 % площади, на долю лесов IV класса приходится немногим более 1 %. В подлеске сравнительно широко представлены *Betula nana*,[1] *Juniperus sibirica*, *Sorbus aucuparia* и субарктические виды рода *Salix*.

Растительность нижних ярусов леса отличается четко выраженной мозаичностью. Сравнительно высокое участие принимают лишайники из рода *Cladina* и *Cladonia*, мхи (*Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и др.), а также кустарнички: *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea* и др. В сосновых ассоциациях почти всех типов присутствует *Calluna vulgaris*.

Основная часть ППП расположена в молодых (50—60 лет) сосновых лесах, представляющих различные стадии вторичных сукцессий, оставшаяся — заложена в спелых и перестойных сосняках (220 лет и более), являющихся зональными эталонами лесов европейского Севера. Вся совокупность пробных площадей (более 50) дает представление как о возрастной и экологической, так и антропогенной изменчивости сосновых лесов на Кольском Севере. Большинство ППП ориентированы по градиенту загрязнения к юго-западу от источника эмиссии (по направлению господствующих ветров). Часть из них расположена в фоновых условиях (загрязнение отсутствует или оно минимально) на удалении 60 км и более от медно-никелевого комбината, расположенного в г. Мончегорске (рис. 1). Средняя концентрация SO_2 в воздухе за вегетационный период здесь составляет менее 10 мкг/м^3 (Ярмишко, 1997), содержание тяжелых металлов (Ni, Co, Cu) в растениях и почве не превышает 14—16 мг/кг (Лянгузова, 1990). В 30—35 км к юго-западу от источника эмиссии расположен район среднего атмосферного загрязнения, где концентрация SO_2 в воздухе варьирует в пределах 25—35 мкг/м^3, а содержание тяжелых металлов в верхних горизонтах почвы в 10—12 раз больше, чем в фоновых сообществах.

---

[1] Латинские названия приводятся по сводкам С. К. Черепанова (1995), М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992) и R. Santensson (1984).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика древостоев *Pinus sylvestris* на постоянных пробных площадях в исследованных районах на Кольском п-ове

№ ППП	Тип леса	Формула древостоя	Ярус древостоя	Возраст, лет	Средние таксационные показатели					
					высота, м	диаметр, см	число деревьев, шт./га	запас древесины, м^3/га	полнота	бонитет
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. **Ливский район** (ЗЮЗ, 75 км)										
4	Сосняк лишайниковый	10С	I	50	9.6	10.5	1483/50	55.2/0.4	0.4	IV
7	» »	10С	I	50	10.6	9.9	705/50	48.1/1.5	0.3	IV
6	» »	10С	I	270	14.9	25.2	350/98	153.2/11.1	0.7	V
		10С	II	90	7.1	6.3	90/0	29.1/0	0.1	V^{а}
2	Сосняк зеленомошно-лишайниковый	10С ед. Б	I	130	15.0	14.0	1555/178	197.0/4.0	0.8	IV—III
2. **Мавринский район** (ЗЮЗ, 50 км)										
11	Сосняк лишайниковый	10С + Б	I	40	6.8	6.1	3048/0	26.9/0	0.4	V
12	» »	10С	I	300	17.2	33.3	88/24	86.9/14.9	0.3	V
		10С	II	120	12.5	14.0	159/3	19.5/0.1	0.1	V^{а}
13	Сосняк чернично-вороничный	10С	I	300	20.2	36.4	117/30	57.2/9.3	0.2	V
		4Е 4С 2Б	II	120	12.0	13.8	260/13	30.1/0.6	0.1	V
16	Сосняк лишайниковый	10С	I	310	17.3	34.1	186/36	100.7/14.2	0.4	V
		6С 3Б 1Е	II	130	11.6	12.1	116/27	6.2/2.2	0.1	V^{а}
4. **Уполокшский район** (ЮЗ, 60 км)										
22	Сосняк чернично-вороничный	10С ед. Е	I	300	14.5	28.4	136/24	69.3/6.2	0.3	V^{а}
		4С 6Б	II	120	8.5	11.7	144/0	7.2/0	0.1	V
25	Сосняк лишайниковый	10С	I	50	6.9	5.5	7150/150	63.0/0.4	0.7	V
26	» »	10С	I	40	4.6	4.0	3050/0	15.4/0	0.4	V
28	» »	10С	I	250	10.0	19.0	289/36	40.1/4.7	0.3	V^{б}

5. **Ловоозерский район** (ВЮВ, 75 км)

33	Сосняк чернично-вороничный	10С	I	50	8.0	6.4	6815/22	126.7/0.1	1.0	IV—V
34	Там же	10С ед. Е	I	220	16.5	30.7	216/14	145.0/5.0	0.5	V
		10С	II	90	10.4	13.9	203/0	19.2/0	0.1	V
36	Сосняк лишайниковый	10С	I	210	12.8	26.0	295/9	115.5/1.8	0.5	$V^{а}$
40	» »	9С 1Б	I	40	6.8	6.0	1825/0	18.5/0	0.3	V

6. **Чунозерский район** (ЮЮЗ, 35 км)

41	Сосняк чернично-вороничный	10С ед. Б	I	50	7.2	7.6	1960/40	37.8/1.2	0.4	V
45	Там же	10С	I	250	14.5	29.3	150/80	40.0/30.4	0.4	V
		10С	II	120	7.2	12.1	325/165	18.5/9.1	0.1	V
46	Сосняк лишайниковый	9С 1Б	I	40	3.7	5.5	456/61	8.2/1.1	0.2	$V^{б}$
44	Сосняк чернично-вороничный	9С 1Е ед. Б	I	250	12.0	25.2	114/39	45.0/12.6	0.2	$V^{а}$

7. **Мончегорский район** (ЮЮЗ, 8—15 км)

47	Сосняк лишайниковый	10С	I	50	3.2	2.9	7700/1200	7.9/0.4	0.2	$V^{б}$
50	Сосняк чернично-вороничный	10С ед. Б	I	300	11.5	27.2	0/100	0/33.2	—	—
		10С	II	50	2.8	3.5	1022/780	2.8/2.0	0.1	$V^{б}$
51	Там же	10С	I	50	2.8	3.6	1850/1300	7.6/6.6	0.2	$V^{б}$
54	» »	10С + Б	I	40	1.6	3.2	3300/3150	0/0	—	$V^{б}$

Примечание. Номер района исследований соответствует схеме (рис. 1), в скобках — направление и расстояние от источника загрязнения в г. Мончегорске. В графе 8 в числителе — количество живых деревьев, в знаменателе — количество сухих стволов. В графе 9 в числителе — запас древесины живых деревьев, в знаменателе — запас древесины сухих деревьев.

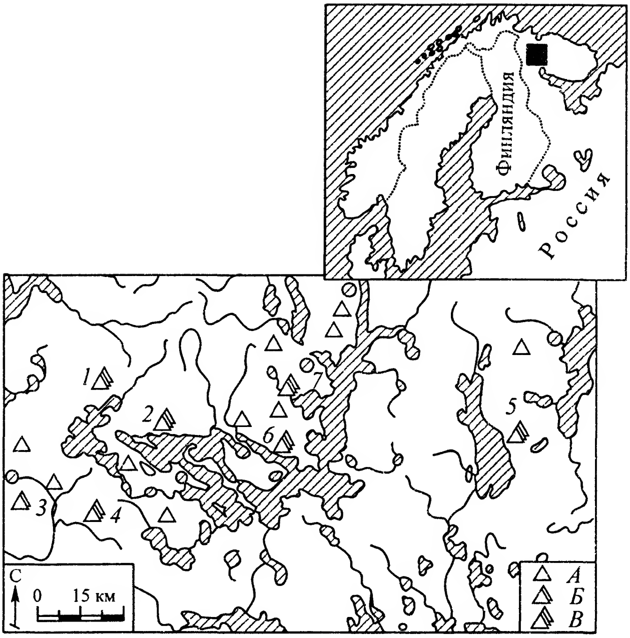


Рис. 1. Схема размещения постоянных пробных площадей (ППП) в сосновых лесах на Кольском п-ове.

Основные районы исследований: *1* — Ливский, *2* — Мавринский, *3* — Ено-Ковдорский, *4* — Уполокшский, *5* — Ловозерский, *6* — Чунозерский, *7* — Мончегорский. Расположение пробных площадей: *А* — одиночное; *Б* — группой по 3—5; *В* — группой по 5 и более на небольшой территории.

Последняя группа ППП сосредоточена в радиусе 8—15 км от эпицентра промышленных выбросов и отличается высоким уровнем загрязнения окружающей среды: средняя концентрация SO_2 в воздухе за вегетационный период превышает 40 мкг/м^3, а Ni и Cu в растениях и почве в 150—200 раз больше, чем в фоновых условиях (на контроле). Здесь сохранились лишь молодые древостои сосны обыкновенной, которые можно классифицировать как сильно поврежденные или отмирающие (рис. 2).

Методика подбора, закладки ППП и детального описания на них древесной растительности описана нами ранее (Ярмишко, 1997; Методы..., 2002). Общее описание подроста, подлеска и растений нижних ярусов производили на площадках размером от 1 до 10 м^2 (в зависимости от размеров самой пробной площади).

Для получения количественных данных при изучении особенностей роста по диаметру сосны обыкновенной на каждой пробной площади (в пределах рабочей зоны) были отобраны по 15—25 модельных деревьев. В сложных по строению древостоях модельные деревья отбирались для каждого яруса или возрастной группы отдельно.

Для определения интенсивности радиального прироста сосны обыкновенной у моделей были отобраны керны буравом Пресслера по двум направлениям — северном и южном на высоте 1.3 м от корневой шейки. На каждой ППП или ключевом участке отбирались от 20 до 40 кернов. У других моделей, используемых для оценки запасов фитомассы, выпиливали диски (спилы толщиной 1.5—2 см) через определенные расстояния (1—2 м). Анализ образцов осуществлялся на спилах по 4 направлениям (по сторонам света). Это особенно важно для образцов древесины сильно поврежденных спелых и перестойных деревьев из районов интенсивно-

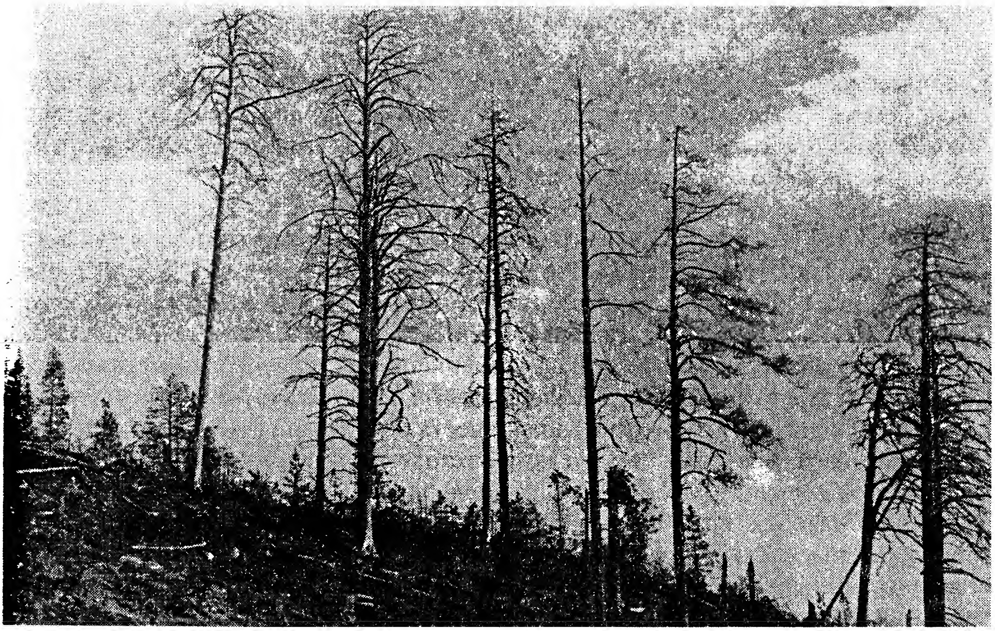


Рис. 2. Сильно поврежденные сосняки в районе интенсивного промышленного атмосферного загрязнения на Кольском п-ове.

го атмосферного загрязнения, где нередко наблюдается выпадение годичных слоев, частичное их формирование (не по всей окружности), а также образование ложных слоев. У сильно поврежденных особей возникала необходимость оценивать целостность каждого годичного слоя по всей окружности, по крайней мере, за последние 30—40 лет. Измерение ширины годичных слоев древесины (с точностью до 0.01 мм) проводилось с помощью прибора собственной конструкции, принцип работы которого был описан нами ранее (Ярмишко, 1983, 1997). Статистический анализ данных и вычисление коэффициентов корреляции выполнены на ПК IBM PC с помощью стандартного пакета программ StatGraphics (Афифи, Эйзен, 1982; SAS / Stat... (1990).

Имеется обширная литература, посвященная проблемам изменений радиального прироста древесных растений в естественных условиях и под влиянием антропогенных факторов. Однако до сих пор остаются нерешенными вопросы выработки единого подхода и системы сбора, а также обработки дендрохронологической информации. Ранее мы уже отмечали (Ловелиус, Ярмишко, 1990; Ярмишко, 1994, 1997), что в настоящее время все сложнее вычленить долю естественных изменений радиального прироста деревьев от тех, которые обусловлены интенсивной деятельностью человека, охватившей по своим масштабам фактически всю планету. Вот почему в наших исследованиях на локальном и региональном уровне выделение фоновых (контрольных) постоянных пробных площадей носит несколько условный характер. Такие площади сосредоточены в 5 районах Кольского п-ова (рис. 1) и расположены на значительном расстоянии от локальных источников эмиссии с тем, чтобы исключить прямое воздействие токсических веществ на лесные экосистемы и их компоненты.

Результаты и обсуждение

Инструментальные измерения ширины годичных слоев древесины и математическая обработка первичной количественной информации позволили получить серии абсолютных значений радиального прироста сосны обыкновенной разного возраста и жизненного состояния для основных районов наших многолетних комплексных исследований на Кольском Севере.

1. Особенности радиального прироста сосны обыкновенной в естественных условиях Кольского Севера.

Динамика радиального прироста сосны обыкновенной в древостоях III класса возраста в 2 фоновых районах (Ливском и Ловоозерском) представлена на рис. 3, из которого видно, что, несмотря на удаленность исследуемых участков друг от друга почти на 150 км в долготном направлении и разную густоту древостоев, прослеживается достаточно высокая синхронность погодичной изменчивости приростов и близкие их значения. Так, средний ежегодный прирост по диаметру сосны за исследуемый период (1960—1990 гг.) составлял 1.11 мм в Ливском и 1.14 мм в Ловозерском районах. В 1960-е годы у молодых сосен интенсивность радиального прироста была близка к средней (1.06—1.24 мм/год), а затем активность его резко стала увеличиваться, и в 1976—1977 гг. он достиг своего максимального значения на обоих участках — 1.5—1.7 мм в год (рис. 3). Постепенный спад интенсивности радиального прироста сосны обыкновенной на рассматриваемых ППП наблюдался в конце 1970-х годов. Обращает на себя внимание разница в приросте сосны на двух ППП в 1980-е годы, когда кривые абсолютных значений идут в противоположных направлениях (рис. 3). Продолжающееся снижение радиального прироста сосны на ППП в Ловоозерском р-не можно объяснить более жесткими конкурентными взаимоотношениями между особями сосны в 50-летнем древостое с густотой стволов в 4.5 раза превышающей густоту сравниваемого сосняка в Ливском р-не.

Доля участия поздней древесины в формировании годичного слоя в 50-летних древостоях сосны в Ливском и Ловоозерском районах колеблется в пределах от 15—17 до 29—31 %. Однако 10-летние средние значения для всех исследуемых молодых древостоев сосны в фоновых районах показывают гораздо меньший диапазон варьирования. Так, например, доля участия поздней древесины сосны в 1960-е годы составляла в среднем 21.9 %, в 1970-е — 20.9 и в 1980-е — 22.2 %. В спелых древостоях сосны этот показатель колебался в пределах 22—24 %. Детальный анализ данных показывает незначительное увеличение в последнем десятилетии доли поздней древесины в суммарном значении годичного слоя во всех исследованных возрастных классах сосны обыкновенной в фоновых районах. В. Ф. Цветков и В. И. Цветкова (1985), исследуя

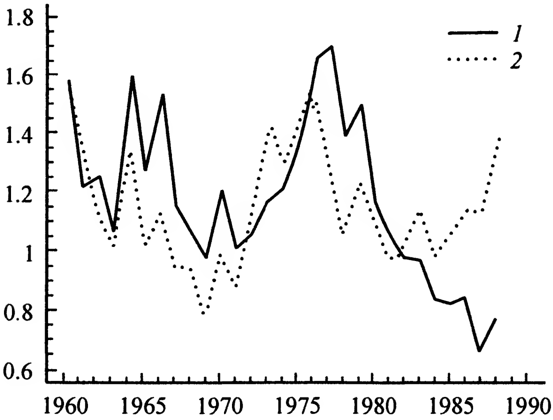


Рис. 3. Погодичная динамика радиального прироста *Pinus sylvestris* в древостоях III класса возраста в фоновых районах на Кольском Севере.

Здесь и далее на рис. 4—8. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — прирост по диаметру, мм. Районы исследований: *1* — Ливский, *2* — Ловоозерский.

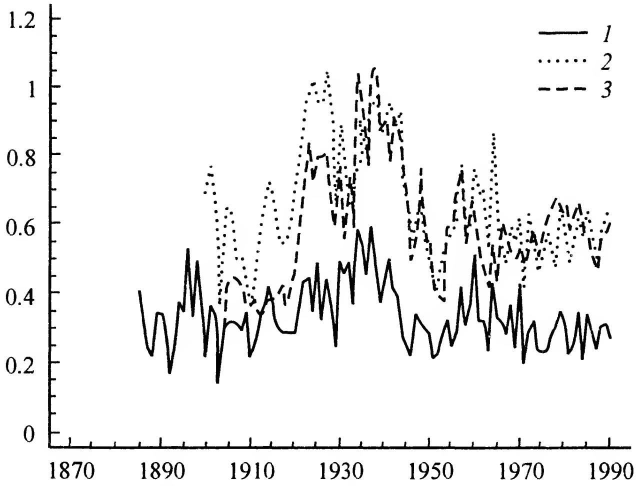


Рис. 4. Погодичная динамика радиального прироста *Pinus sylvestris* разных поколений в фоновом районе на Кольском п-ове.

Поколения сосны: *1* — I (300 лет), *2* — II (200), *3* — III (120—130).

молодые древостои сосны обыкновенной на Кольском п-ове, установили, что самая высокая доля поздней древесины прослеживается в условиях зеленомошных типов леса (23—28 %), самая низкая — в лишайниковом бору (20 %). Доля поздней древесины в формировании годичного слоя средневозрастных сосняков колеблется в пределах от 20 до 39 % и заметно изменяется от года к году.

Анализ кривых абсолютных значений радиального прироста сосны обыкновенной 3 поколений (300, 200 и 120—130 лет) в фоновом районе позволил установить, что у особей всех возрастных групп отчетливо выражены кратковременные циклы флуктуации прироста по диаметру. Они, как правило, имеют синхронный характер и заметно отличаются по амплитудам колебаний прироста. Из рис. 4 видно, что амплитуда флуктуации прироста более молодых (II и III поколений) особей сосны обыкновенной больше, чем у спелых или перестойных. Это является свидетельством, на наш взгляд, большей восприимчивости сосны к изменению основных метеорологических факторов окружающей среды в относительно молодом возрасте. Прирост по диаметру 300-летних и старше сосен относительно стабилен особенно в последние 30—40 лет (рис. 4). Интенсивность прироста по диаметру у молодых особей сосны в 2 раза выше, чем у 300-летних. Причем, сосны II и III поколений имеют очень близкие по значению приросты в исследуемый период.

Периоды депрессий и экспрессий прироста охватывают ряд лет с четко выраженными минимумами и максимумами, приходящимися на определенные годы. По продолжительности циклов и масштабам отклонений от средней многолетней величины сравнительно легко выделяются 2 типа флуктуации: 5—7 и 1—3-летние мелкие флуктуации, которые проявляются на фоне первых. Депрессии прироста иногда растягиваются на более продолжительные периоды (например, 1910—1912; 1944—1956 гг.). Периоды экспрессии прироста менее продолжительны, чем циклы пониженных его величин. Можно указать на следующие четко выраженные периоды подавленного роста деревьев сосны всех трех поколений: 1910—1912; 1917—1920; 1928—1929; 1951—1953; 1974—1976 гг. Активизация роста деревьев приходится на годы: 1914—1915; 1925—1926; 1934—1938; 1959—1960; 1977—1979. В отдельные годы наблюдается несовпадение флуктуации радиального прироста;

он повышается у молодых особей, но снижается или сохраняется на прежнем уровне у сосен первого поколения (перестойных).

В литературе имеются сведения о попытках некоторых авторов проанализировать связь между радиальным приростом сосны и напряженностью метеофакторов. Такой анализ чаще всего строится на сопоставлении индексов или абсолютных значений прироста с отклонением температуры воздуха и осадков от средней многолетней нормы (Буяк, Карпов, 1983). При этом часто вычисляются коэффициенты сходства и корреляции между изменчивостью радиального прироста и метеорологических факторов за длительные промежутки времени или отдельные годы (Hustich, 1949, 1978; Гортинский, 1973; Битвинскас, 1974; Пярн, 1990).

Однако анализ полученных нами данных и сведения других авторов показывают, что это далеко не простой вопрос. Дело в том, что подобно приросту в высоту радиальный прирост также имеет 2 стадии. Образование внутренней части годичного слоя, т. е. формирование ранней древесины частично зависит от количества питательных веществ, накопленных в дереве в осенний период предыдущего года (Mikola, 1950; Leikola, 1969). Образование поздней древесины в условиях Европейского Севера у сосны зависит в основном от температуры воздуха в текущем вегетационном сезоне (Mikola, 1950; Eklund, 1957; Havas, Huttunen, 1972). Финские исследователи показали, что прирост по диаметру у сосны обыкновенной в какой-то мере зависит от условий предыдущего сезона вегетации, но в целом он коррелирует с температурой текущего вегетационного периода (Hustich, Elfving, 1944; Hustich, 1949, 1978; Mikola, 1950; Siren, 1961; Havas, Huttunen, 1972; Kärenlampi, 1972; Felikaik, 1989). О влиянии погодных условий (в основном температуры воздуха и осадков) на радиальный прирост деревьев имеются ссылки в работах отечественных исследователей лесов Севера (Дьяков, 1981; Цветков, 1984, 1990; Чибисов, Москалева, 1990, и др.).

Проведенный нами корреляционный анализ выявил положительную связь между радиальным приростом сосны обыкновенной III класса возраста и основными метеорологическими характеристиками, в частности, с суммарными значениями t° за вегетационный период (r = 0.33—0.47). В спелых и перестойных древостоях сосны обыкновенной даже такой слабой связи между радиальным приростом и метеофакторами найдено не было. Сопоставлялись не только количества ранней древесины с данными погодных условий прошлого вегетационного периода и поздней части годичного слоя с метеорологическими данными текущего года, но и суммарные значения годичного слоя с погодными характеристиками прошлого и текущего сезонов вегетации.

Следует отметить, что И. А. Карпавичус (1984), исследуя сосняки Литвы, не обнаружил достаточно тесной связи между приростом сосны обыкновенной и метеорологическими условиями. Он отмечал, что наибольшая корреляция радиального прироста с температурой воздуха составляла r = 0.34—0.64, а с осадками была еще ниже. По мнению Г. Б. Гортинского (1973), температура воздуха текущего года не оказывает прямого воздействия на величину радиального прироста ели. Этот вывод согласуется с данными Т. Т. Битвинскаса (1974), который не обнаружил корреляции между приростом сосны и средними температурами за июнь—август. Регрессионный анализ рядов радиального прироста и основных климатических показателей для всех исследуемых типов леса Среднего Приангарья, проведенный И. С. Дашковской и Г. А. Мацулевой (1984), достоверно обнаружил отрицательную связь с температурными показателями и слабую положительную — с осадками. Взаимосвязь между ростом деревьев и экологическими факторами варьирует в зависимости от вида, местоположения участка и условий региона (Schweingruber.

1985; Schweingruber et al., 1991). Анализ метеорологических условий в годы максимальных и минимальных величин прироста позволяет лишь в самых общих чертах определить тенденции в динамике радиального прироста сосны обыкновенной в фоновых условиях на Европейском Севере (Ярмишко, 1990, 1997).

2. Влияние промышленного атмосферного загрязнения на радиальный прирост сосны обыкновенной на Кольском Севере.

Второй задачей наших исследований в рассматриваемом районе была оценка изменений радиального прироста сосны обыкновенной разного возраста под воздействием хронического атмосферного загрязнения разной интенсивности. Погодичная динамика радиального прироста сосны обыкновенной в 50-летних древостоях в условиях разных уровней атмосферного загрязнения на Кольском п-ове представлена на рис. 5. Анализ данных позволяет отметить определенные закономерности в изменчивости прироста деревьев и древостоев в исследуемых условиях. Так, 1960-е годы характеризуются наибольшим приростом по диаметру сосны во всех трех исследованных районах. В это десятилетие он был в фоновых районах почти на 10, в районе умеренного загрязнения — на 35—36 и в районе сильного загрязнения — почти на 50 % выше, чем средний многолетний для указанных районов соответственно.

Радиальный прирост сосны в районе сильного атмосферного загрязнения в начале 1960-х годов был достаточно близким по своей абсолютной величине с приростом одновозрастной сосны в фоновых районах. В дальнейшем, по мере увеличения мощности комбината и вместе с ним расширения зоны влияния выбросов, а также с началом использования в 1968—1969 гг. норильской руды, отличающейся от местной повышенным содержанием серы, в районе сильного загрязнения произошло заметное снижение радиального прироста сосны (рис. 5), которое продолжается до настоящего времени. В фоновых древостоях также отмечалось некоторое уменьшение радиального прироста сосны с 1976 по 1984 г. (рис. 3), а затем его значения стали постепенно увеличиваться.

Особый интерес представляет рост сосны по диаметру в районе умеренного уровня атмосферного загрязнения (Чунозерский р-н). На рис. 5 видно, что интенсивность радиального прироста сосны в районе умеренного загрязнения была в период с 1960 по 1983 г. выше, чем на контроле. Объяснить это можно начальным эффектом удобрения почв отходами медно-никелевого производства. Подтверждением тому является интенсивное разрастание микориз на тонких корнях сосны в районах умеренного и среднего загрязнения (Ярмишко, 1997). С конца 1960-х годов кривая роста в районе умеренного загрязнения стала приобретать нисходящий характер, а в 1984 г. абсолютные значения прироста по диаметру здесь были впервые ниже, чем в фоновых древостоях. С указанного периода наблюдается резкое падение прироста древесины у сосны обыкновенной в рассматриваемых условиях.

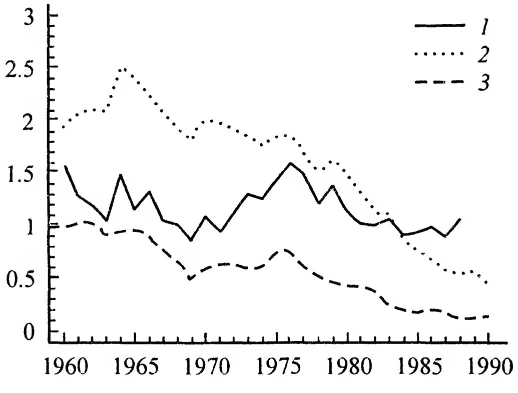


Рис. 5. Динамика ежегодного прироста по диаметру *Pinus sylvestris* в древостоях III класса возраста в районах с разным уровнем атмосферного загрязнения на Кольском п-ове.

Уровень атмосферного загрязнения: *1* — фоновый (контроль), *2* — средний, *3* — высокий.

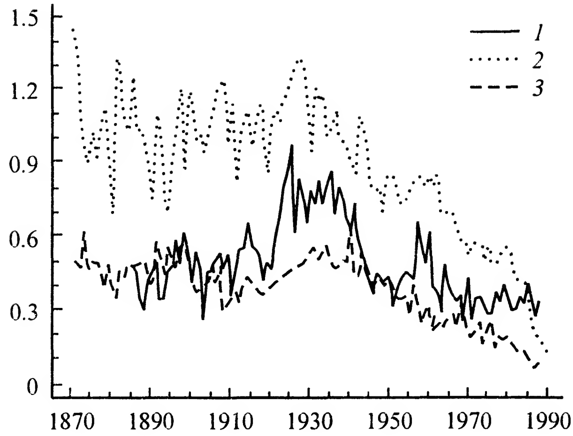


Рис. 6. Погодичная динамика радиального прироста *Pinus sylvestris* в спелых древостоях (250—300 лет) в районах с разным уровнем атмосферного загрязнения на Кольском Севере.

Уровни загрязнения: *1* — фоновый, *2* — средний, *3* — высокий.

Анализ ширины годичных слоев сосны разных классов жизненного состояния в районе умеренного уровня промышленного загрязнения свидетельствует о том, что погодичная изменчивость радиального прироста у них происходит почти синхронно. Наиболее отчетливо увеличение прироста прослеживается у здоровых деревьев в 1964—1966 гг. Затем наблюдается его падение, о котором можно говорить как о естественном колебании, очевидно, внутривекового ритма. На фоне нисходящей фазы проявляется погодичная изменчивость. Последний согласованный всплеск увеличения прироста сосны всех трех категорий жизненного состояния наблюдался в 1979—1980 гг. После этого начался период существенного снижения прироста по диаметру. Более интенсивное снижение наблюдается у отмирающих (усыхающих) особей, хотя ослабленные сосны по абсолютным значениям прироста довольно близко расположены к первым.

Анализ данных погодичной динамики прироста сосны обыкновенной в спелых и перестойных древостоях, расположенных в районах с разной степенью техногенного загрязнения показывает (рис. 6), что до 1940-х годов древостои характеризовались достаточно устойчивым радиальным приростом с присущими ему погодичными флуктуациями. Синхронность в погодичной изменчивости прироста в этот период была достаточно высокой. Исключение составляли лишь сосняки в окрестностях г. Мончегорска, у которых диапазон изменчивости прироста был заметно ниже, чем на двух других рассматриваемых участках. Устойчивое снижение радиального прироста у сосны обыкновенной в районе сильного загрязнения отмечено с начала 1940-х годов. Оно было связано главным образом с усиливающимся антропогенным прессом на древостои (рубки леса, частые пожары, накапливающиеся в окружающей среде загрязнители и т. п.) и совпало с общим снижением прироста древесины во всем регионе. Однако из рис. 6 видно, что на фоне нисходящей линии прироста проявляется его погодичная изменчивость, что свидетельствует о воздействии на лесные сообщества других факторов, в том числе и естественных. Достаточно резкое падение прироста у старых сосен (350—400 лет), сохранившихся на расстоянии 5—7 км от комбината, наблюдалось с середины 1970-х годов (рис. 6), когда абсолютные его значения достигали лишь 0.08—0.15 мм/год.

В районе умеренного загрязнения исследуемый древостой сосны обыкновенной, отличающийся достаточно хорошим ростом и развитием, расположен на южной стороне Чунозерских тундр, на конусе выноса мелкозема. Последний всплеск радиального прироста у сосны обыкновенной (1.2—1.3 мм/год) наблюдался здесь в 1960—1962-е годы. После этого периода стали проявляться четкие тенденции снижения его интенсивности от года к году, причем особенно это резко происходит с начала 1980-х годов. Влияние атмосферного загрязнения на древостои исследуемой ППП, видимо, настолько велико, что уже не прослеживаются флуктуации прироста под воздействием других факторов, включая и естественные, что можно наблюдать в фоновых древостоях (рис. 6). В настоящее время интенсивность прироста старых сосен в рассматриваемых условиях не превышает 0.12—0.16 против 0.3—0.5 мм/год в фоновых условиях Кольского Севера.

В фоновых районах, где атмосферное загрязнение отсутствует или его воздействие минимально, интенсивность радиального прироста сосны обыкновенной достигает 0.5—0.7 мм/год и изменяется под воздействием целого комплекса факторов, среди которых температура имеет первостепенное значение. Максимальные значения радиального прироста сосны в фоновых районах (0.7—0.9 мм/год) наблюдались в 1920-х — начале 1930-х годов, затем его интенсивность стала постепенно снижаться и к концу 1940-х годов достигла своего минимума (0.35 мм/год). Начиная с 1960-х годов прирост древесины изменяется в значительно меньшем диапазоне (0.3—0.5 мм/год), но тенденций к его уменьшению в рассматриваемых условиях не наблюдается.

По мере усиления атмосферного загрязнения радиальный прирост сосны обыкновенной снижается, а вместе с ним наблюдается увеличение доли участия поздней древесины в формировании годичного слоя. Так, например, в молодых древостоях сосны в районе сильного загрязнения доля поздней части годичного слоя составляла: 1961—1970 гг. — 23.7 %; 1971—1980 — 25.1; 1981—1990 — 31.3. Это почти на 20—40 % выше, чем в фоновых древостоях того же возраста. Любопытно, что увеличение доли поздней древесины отличается не только по мере приближения к источнику загрязнения, но и во времени — по мере накопления загрязнителей в экосистемах. В фоновых районах доля поздней древесины в годичном слое в спелых древостоях в среднем на 5—10 % выше, чем в молодых древостоях сосны. Исследовав радиальный прирост ели Шренка различного возраста и жизненного состояния, Н. М. Борщова (1983) пришла к выводу, что угнетение ее в естественных условиях растительных сообществ вызывает сходные изменения в радиальном приросте, как и старение. Она также установила, что чем сильнее угнетены деревья, тем ýже годичные кольца и выше содержание поздней древесины в них.

Корреляционный анализ рядов радиального прироста сосны обыкновенной в районах умеренного и сильного загрязнения и объемов выбросов газообразных веществ и твердых частиц достоверно обнаруживает отрицательную связь. Значимая корреляция существует как между радиальным приростом сосны и количеством выбрасываемой в атмосферу двуокиси серы ($r = -0.47$; $n = 23$; $P < 0.05$), так и количеством частиц ($r = -0.77$; $n = 11$; $P < 0.05$). Следует отметить, что выявленная связь гораздо теснее в районе сильного загрязнения, чем в условиях умеренного промышленного загрязнения.

Финские исследователи (Havas, Huttunen, 1972) выявили положительную связь между радиальным приростом и средней температурой июля в 30-летних древостоях сосны обыкновенной в незагрязненных районах. Однако в окрестностях предприятия по производству минеральных удобрений корреляции между приростом и температурой июля не было обнаружено. В этих условиях, по мнению авторов, ширина годичных колец сосны зависит от действия выбрасываемых удобрений (пыли) и токсических агентов. Связь радиального прироста с интенсивностью эмиссий была выявлена другими авторами (Farrar et al., 1977; McClenahen, Dochinger, 1985; Franz, Pretzsch, 1988; Воронин, 1989; Lucier et al., 1989; Becker et al., 1990; Tessier et al., 1990; Kola Peninsula pollution..., 1995; Forest Condition..., 2000).

Для определения естественной и антропогенной обусловленностей изменений радиального прироста сосны обыкновенной в условиях Кольского Севера на дендрограммах были выделены периоды четко выраженного увеличения и снижения прироста деревьев по диаметру. Затем была вычислена средняя ширина годичных слоев до начала воздействия атмосферных загрязнителей и после него, а также определены их отношения с целью оценки относительного изменения в данной серии (Ловелиус, Ярмишко, 1990). После таких расчетов для фоновых древостоев стало возможным охарактеризовать естественную изменчивость прироста за определенные годы. В нашем примере в фоновых древостоях радиальный прирост сосны в период с 1978 по 1988 г. меньше в среднем на 15 %, чем за время с 1967 по 1977 г. При проведении аналогичных вычислений по данным, полученным в районе сильного загрязнения, оказалось, что здесь изменения составили около 55 %. Поскольку в результате действия естественных факторов интенсивность радиального прироста сосны в фоновых районах снизилась в среднем на 15 %, а при совместном (синергическом) воздействии естественных и антропогенных факторов — на 55 %, то их разность, составляющая 40 %, приходится на долю активного воздействия загрязнителей.

В другом примере расчет приводился для условно здоровых и сильно поврежденных особей сосны обыкновенной 50-летнего возраста в районе умеренного загрязнения. В этих условиях наблюдается резкое снижение прироста по диаметру у деревьев всех классов жизненного состояния с 1981 по 1982 г. Прирост здоровых деревьев снизился за десятилетие (1981—1990 гг.) в среднем на 32 % по сравнению с периодом 1969—1980 гг. Обращает внимание относительно большее (в 2 и более раз) снижение прироста условно здоровых и здоровых деревьев в районе умеренного загрязнения лесных экосистем, чем в фоновых древостоях. Причину этого мы видим в хроническом техногенном загрязнении. Если по внешнему виду крон (отсутствие повреждения хвои, незначительное снижение продолжительности ее жизни, отсутствие сухих ветвей в верхней части и по периферии крон и др.) часть деревьев еще можно отнести к классу «здоровые», то данные радиального прироста свидетельствуют об угнетении роста, об отрицательном воздействии атмосферных загрязнителей. Такие деревья необходимо относить уже к классу «ослабленные» (поврежденные).

3. Особенности радиального прироста древесины сосны обыкновенной на разной высоте ствола.

Исследовав радиальный прирост пихты в зоне повреждения лесных экосистем выбросами Байкальского целлюлозно-бумажного комбината, В. И. Воронин (1989) пришел к заключению, что на основании лишь результатов визуальных исследований без учета трендов прироста нельзя прийти к выводу о причинах внезапного ослабления древостоев. Анализ же динамики радиального прироста показал, что процесс ослабления развивался в течение длительного времени, и к моменту появления видимых признаков повреждения деревья уже утратили резистентность.

Известно, что ширина годичного слоя, образовавшегося в том или ином вегетационном периоде, неодинакова на протяжении древесного ствола. Это связано с неодновременным началом и различной деятельностью камбия на разной высоте, зависящих от климатических условий сезона роста (Канделаки, 1967; Савина, Жу-

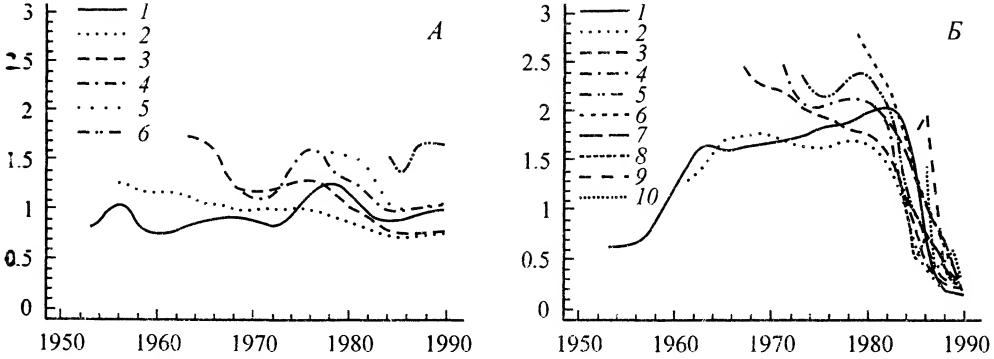


Рис. 7. Динамика ежегодного прироста по диаметру *Pinus sylvestris* на разной высоте ствола в 50-летних древостоях в фоновом районе (*А*) и в условиях умеренного загрязнения (*Б*) на Кольском п-ове. Высота взятия образцов от корневой шейки, *м*: *1* — 0, *2* — 1, *3* — 2, *4* — 3, *5* — 4, *6* — 5, *7* — 6, *8* — 7, *9* — 8, *10* — 9.

равлева, 1978; Семенов, 1983). Неодинаково также содержание (в процентном отношении) поздней древесины в одном и том же годичном кольце, расположенном на разном расстоянии от шейки корня дерева, т. е. на разной высоте ствола (Семенов, 1983).

Цель наших исследований — оценка влияния атмосферного загрязнения на особенности формирования годичных слоев древесины сосны обыкновенной на разной высоте ствола. Нам было важно ответить на вопрос: что происходит с приростом древесины по всей длине ствола при вершинном типе повреждения и отмирания деревьев? Исследования проводились в 50-летних древостоях сосны обыкновенной в фоновом районе (Уполокшском) и районе умеренного загрязнения (Чунозерский), где объектами детального обследования и изучения были ослабленные и сильно ослабленные особи. На каждой ППП отбиралось по 7—9 моделей соответствующей категории жизненного состояния. Из каждого модельного дерева у шейки корня (0 м), на высоте 1 м и далее через каждый метр по высоте отбирали спилы (диски). На каждом из образцов детально обследовались и измерялись в 4 направлениях годичные слои (отдельно ширина ранней и поздней древесины с точностью до 0.01 мм).

Исследования показали (рис. 7), что в фоновых условиях ширина годичных слоев имеет бóльшие абсолютные значения в верхней части ствола, чем у основания. Примечательно, что возникшая «этажность» дендрограмм при формировании годичных слоев сосны сохраняется практически на протяжении всего периода роста дерева. Исключение составляет лишь прирост у корневой шейки, что связано, видимо, с биологическими особенностями сосны обыкновенной в условиях Европейского Севера. Анализ (рис. 7) позволяет заключить, что в 1960-х — начале 1970-х годов выявленная «этажность» дендрограмм, отражающих радиальный прирост на разной высоте ствола в фоновых древостоях, имела место и в условиях умеренного загрязнения. Однако в конце 1970-х годов в период общего спада прироста в рассматриваемом регионе и постепенного накопления токсикантов в лесных экосистемах интенсивность радиального прироста резко упала на всех исследованных уровнях по стволу, а абсолютные значения стали очень близкими.

Исследования ширины годичных колец сосны по высоте другими авторами (Антанайтис, Загреев, 1969; Семенов, 1983; Загреев и др., 1992) показывают, что от основания до высоты 1—3 м, реже 5 м, ширина их чаще всего уменьшается до минимума, после чего наблюдается стабильное увеличение, и у вершины слой достигает

ТАБЛИЦА 2

Изменение доли поздней древесины в годичном слое *Pinus sylvestris* в зависимости от высоты его расположения на стволе дерева и загрязнения воздуха, %

Районы загрязнения	Высота взятия образцов древесины от корневой шейки, м									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Фоновый (4)	25.1	23.8	22.8	22.1	18.7	20.6	—	—	—	—
Умеренного загрязнения (6)	24.2	22.7	21.3	20.8	19.0	23.9	24.6	25.1	26.4	27.4

максимальных размеров. Достаточно заметное уменьшение ширины годичных слоев в верхних частях стволов сосны в условиях средних уровней загрязнения целиком и полностью связано, по нашему мнению, с негативным воздействием токсикантов.

Доля поздней древесины в формировании годичного слоя в фоновых древостоях постепенно снижается по мере продвижения от основания к вершине ствола (табл. 2). Подобное прослеживается и в районе среднего уровня загрязнения примерно до середины ствола. Начиная с 5-го метра участие поздней древесины заметно возрастает, достигая своего максимального значения на самой вершине, что является косвенным доказательством угнетения прироста. Любопытно, что снижение ширины годичного слоя произошло на 6-м, а заметное увеличение доли поздней древесины — на 5-м метре. Последнее дает основание считать, что поздняя часть древесины годичного слоя более четко реагирует на действие загрязнителей, чем весь слой, и может быть использована в качестве диагностического признака состояния как отдельных деревьев, так и древостоев в целом.

В заключение необходимо отметить, что достаточно интенсивный радиальный прирост сосны обыкновенной на Кольском Севере продолжается до 45—50 лет, а по данным В. Ф. Цветкова и В. И. Цветковой (1985), даже дольше — до 50—60 лет. В достаточно густых древостоях (12 000—15 000 шт./га) он заметно снижается с 25—30-летнего возраста. Кульминация годичного радиального прироста совпадает с периодом максимального роста сосны в высоту. Максимальные значения годичного прироста по диаметру сосны обыкновенной были отмечены в 1930—1940-х годах у сохранившихся в настоящее время 80—100-летних особей в 8—10 км южнее г. Мончегорска. Ширина годичных слоев в этот период у сосны варьировала в пределах от 2.06 до 2.46 мм. В рассматриваемом районе (близ комбината «Североникель») минимальный прирост по диаметру у сосны зафиксирован в 1986—1990 гг. как у молодых (50-летних), так и отдельно сохранившихся 400-летних особей. Абсолютные значения его не превышали 0.05—0.08 мм в год.

При анализе образцов (спилов) древесины ствола из района сильного загрязнения было выявлено полное или частичное выпадение годичных слоев у сосны обыкновенной, а также формирование ложных колец. Так, например, в 50-летних древостоях у сильно ослабленных особей в 28—30-летнем ряду наблюдений выпало 4 годичных слоя. Самый маленький, частично образованный, годичный слой не превышал 15—20 % от полной его окружности. Это дает нам основание сделать вывод о том, что отбирать образцы древесины для дендроиндикационных исследований из районов экстремальных климатических условий (на пределе естественного произрастания деревьев) или достаточно сильного атмосферного загрязнения необходимо только в виде спилов (дисков). При этом нужно обследовать каждый годичный слой по всей окружности с тем, чтобы убедиться в его целостности или случаях частичного выпадения.

4. Особенности радиального прироста скелетных корней сосны обыкновенной.

В процессе исследования были получены серии годичных слоев древесины скелетных корней (II порядка ветвления) сосны обыкновенной в фоновых древостоях и в районе сильного атмосферного загрязнения. Анализ абсолютных значений радиального прироста древесины позволил выявить определенные закономерности в их изменчивости (рис. 8). Так, например, радиальный прирост скелетных корней сосны, испытывающей постоянное воздействие атмосферных выбросов комбината «Североникель», почти до конца 1960-х годов был выше, чем в фоновых древостоях. Причем разница эта в отдельные годы достигала 200—300 %. По мере накопления в экосистемах токсических веществ в Мончегорском р-не произошло постепенное снижение абсолютных значений прироста корней (1966—1975 гг.), а с 1976 г. наблюдается его резкое падение (рис. 8). В фоновых древостоях радиальный прирост скелетных корней сосны характеризовался восходящей кривой до 1977 г. включительно. Затем наблюдалось его снижение в среднем на 12—16 %, о котором можно говорить как о естественном колебании. Анализ полученных данных показывает, что интенсивность радиального прироста корней сосны в фоновых районах в 1970-х годах была в 2.3, а в 1980-х — в 4.4 раза выше, чем в районе сильного загрязнения (в отдельные годы разница этих показателей достигала 10—14 раз).

Обсуждая результаты исследований роста скелетных корней сосны по диаметру, необходимо обратить внимание на 2 особенности. Так, из рис. 8 видно, что у корней одного и того же порядка ветвления и возраста период максимального радиального прироста наступает в условиях сильного атмосферного загрязнения на 10 лет раньше, чем в фоновых древостоях. В 1950—1960-е годы, когда интенсивность радиального прироста корней в рассматриваемых районах не отличалась достаточно сильно между собой, доля участия поздней древесины в суммарном значении годичных слоев была практически одинаковой. Затем в фоновых древостоях в последние 2 десятилетия наметилась тенденция к некоторому ее снижению (на 2—3 %). Под влиянием же атмосферного загрязнения наблюдается постоянное увеличение доли участия поздней древесины в формировании годичных слоев скелетных корней сосны. Так, в последнем десятилетии прирост поздней части древесины годичных слоев скелетных корней сосны в районе сильного атмосферного загрязнения на 12 % превышает аналогичный показатель в ненарушенных древостоях. Таким образом, на примере корней подтвержден наш вывод о том, что под влиянием атмосферных загрязнителей соотношение ранней и поздней частей древесины в годичном слое изменяется постепенно в пользу поздней ее части. Этот показатель может быть использован как диагностический при оценке жизненного состояния скелетной основы корневой системы и дерева в целом.

Подводя итоги полученных данных можно отметить, что на фоне выявленных естественных флуктуаций радиального прироста сосны обыкновенной на Европейском Севере отмечены существенные

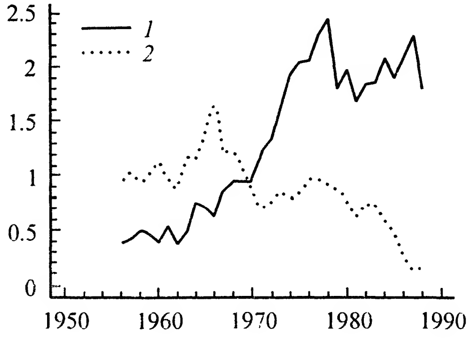


Рис. 8. Погодичная динамика радиального прироста скелетных корней *Pinus sylvestris* в 50-летних фоновых (*1*) сосняках и в районе сильного загрязнения (*2*) на Кольском Севере.

изменения его под влиянием атмосферных загрязнителей. При этом установлена значимая негативная корреляция между приростом сосны по диаметру и объемом токсических веществ, выбрасываемых в атмосферу комбинатом «Североникель».

Выводы

Исследования особенностей роста и развития сосны обыкновенной на Кольском Севере в естественных условиях и под влиянием промышленного атмосферного загрязнения разной интенсивности позволяют сделать следующие выводы.

1. В фоновых районах Кольского Севера у сосны обыкновенной разного возраста (40—50, 120—130, 200—220, 350—400 лет) четко выражены кратковременные циклы естественных флуктуаций прироста по диаметру. Они имеют, как правило, синхронный характер и заметно различаются по амплитудам колебаний прироста.

2. Корреляционный анализ выявил слабую положительную связь ($r = 0.33$—0.47) между радиальным приростом сосны и основными метеорологическими характеристиками, в частности, между приростом и суммарными значениями t°.

3. Промышленное атмосферное загрязнение оказывает негативное влияние на радиальный прирост сосны обыкновенной. Корреляционный анализ достоверно показал отрицательную связь между абсолютными значениями прироста по диаметру сосны из районов, подверженных воздействию атмосферных загрязнителей, и объемом выбросов комбината «Североникель». Значимая связь существует как между радиальным приростом сосны и количеством выбрасываемого сернистого ангидрида ($r = -0.47$—-0.45), так и количеством твердых частиц ($r = -0.86$—-0.77).

4. В районе сильного атмосферного загрязнения интенсивность радиального прироста сосны обыкновенной всех изученных возрастных групп древостоев снижается до минимальных размеров, не превышая при этом 0,05—0.08 мм в год. Здесь не редки случаи частичного и полного выпадения годичных слоев.

5. Под воздействием аэротехногенного загрязнения происходит уменьшение по сравнению с контролем ширины годичных слоев древесины в верхних частях стволов деревьев.

6. Под воздействием атмосферного загрязнения наблюдается резкое снижение (часто до прекращения) радиального прироста скелетных корней сосны обыкновенной. При этом соотношение ранней и поздней частей древесины в годичном слое корней меняется в пользу последней.

7. Поздняя часть древесины годичных слоев сосны обыкновенной более четко реагирует на действие атмосферных загрязнителей, чем ранняя древесина или весь слой, и может быть успешно использована в качестве диагностического признака состояния как отдельных деревьев, так и древостоев в целом.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-47617, 03-04-48769) и программ РАН «Научные основы биоразнообразия России» и «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антанайтис В. В., Загреев В. В. Прирост леса. М., 1969. 240 с.

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с применением ЭВМ. М., 1982. 288 с.

Битвинскас Т. Т. Дендроклиматические исследования. Л., 1974. 170 с.

Борщова Н. М. Радиальный прирост ели Шренка различного возрастного и жизненного состояния // Взаимодействие биотических компонентов и среды в некоторых экосистемах Тянь-Шаня. Фрунзе, 1983. С. 21—34.

Булыгин Н. Е., Ярмишко В. Т. Дендрология. М., 2001. 528 с.

Буяк А. В., Карпов В. Г. Сравнительный анализ динамики радиального прироста ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С. 65—78.

Воронин В. И. Дендроиндикация в системе мониторинга лесов, подверженных воздействию промышленных эмиссий // Лесопатол. исслед. в Прибайкалье. Иркутск, 1989. С. 24—33.

Гортинский Г. Б. Факторы первичной продукции еловых лесов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Казань, 1973. 38 с.

Дашковская И. С., Мацулева Г. Н. Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев и древостоев Среднего Приангарья // Продуктивность лесных фитоценозов. Красноярск, 1984. С. 49—56.

Дьяков В. В. Влияние рубок ухода на рост сосны и отдельных видов живого напочвенного покрова // Сосново-лиственные насаждения Карелии и Мурманской области. Петрозаводск, 1981. С. 103—114.

Загреев В. В., Сухих В. И., Швиденко А. З., Гусев. Н. Н., Мошкалев А. Г. Общесоюзные нормативы для токсации лесов. М., 1992. 495 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // «Arctoa», Бриологич. журн. М., 1992. Т. 1 (1—2). С. 1—85.

Канделаки А. А. Особенности деятельности камбия в корнях и стволах некоторых древесных растений Грузии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1967. 25 с.

Карпавичус И. А. Групповая изменчивость радиального прироста сосны в нормальных условиях местопроизрастания // Временны́е и пространственные изменения климата и годичного кольца деревьев. Каунас, 1984. С. 86—93.

Комин Г. Е. Изменение рангов деревьев по диаметру в древостое // Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск, 1970. С. 252—262.

Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л., 1979. 232 с.

Ловелиус Н. В., Ярмишко В. Т. Радиальный прирост сосны обыкновенной на Кольском полуострове // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 94—105.

Лянгузова И. В. Содержание химических элементов в разных фракциях фитомассы сосны // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990. С. 48—55.

Методы изучения лесных сообществ / Под ред. В. Т. Ярмишко, И. В. Лянгузовой. СПб., 2002. 240 с.

Пярн Х. Я. О корреляции радиального прироста сосняков г. Таллина с некоторыми климатическими показателями // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии: Тез. докл. Свердловск, 1990. С. 115—116.

Савина Л. В., Журавлева М. В. Физиологическое обоснование рубок ухода. М., 1978. 104 с.

Семенов Б. А. К методике определения истинной ширины годичных слоев и содержания поздней древесины в стволах сосны Крайнего Севера // Вопросы предтундрового лесоводства европейской части СССР. Архангельск, 1983. С. 83—92.

Цветков В. Ф. Строение и рост сосняков Мурманской области // Лесоводственные исследования на зонально-типологической основе. Архангельск, 1984. С. 66—77.

Цветков В. Ф. Эколого-биологические закономерности сезонного роста годичного слоя сосны на Кольском полуострове // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии: Тез. докл. Свердловск, 1990. С. 160—161.

Цветков В. С., Цветкова В. И. Закономерности формирования годичного слоя и радиального роста сосны на Кольском полуострове // Бот. исслед. за Полярным кругом. Апатиты, 1985. С. 82—88.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Чибисов Г. А., Москалева С. А. Эколого-биологические закономерности формирования годичных слоев древесины сосны под влиянием рубок ухода на европейском Севере // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии: Тез. докл. Свердловск, 1990. С. 162—163.

Юкнис Р. А. Рост и продуктивность одновозрастных сосняков в условиях загрязненной природной среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 1990. 40 с.

Ярмишко В. Т. Прибор для измерения ширины годичных колец деревьев // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1428—1430.

Ярмишко В. Т. Особенности роста и формирования надземной фитомассы сосны // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова / Под ред. Б. Н. Норина, В. Т. Ярмишко. Л., 1990. С. 65—78.

Ярмишко В. Т. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и ее сообщества в условиях атмосферного загрязнения на Европейском Севере: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 36 с.

Ярмишко В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб., 1997. 210 с.

Ярмишко В. Т. Вертикально-фракционная структура надземной фитомассы сосны обыкновенной на северном пределе распространения и изменения ее под влиянием промышленного атмосферного загрязнения // География и геоэкология. Юбилейные Герценовские чтения 14—15 апреля 1997 г. СПб., 1999. С. 27—45.

Becker M., Bräker O. U., Kenk G., Schneider Q., Schweingruber F. H. Aspect des houppiers et croissance des arbres au cour des dernieres decennies dans les regions frontalieres d'Allemagne, de France et du Suisse // Rev. forest, fr. 1990. Vol. 42. N 3. P. 281—300.

Eklund B. Om mätning av arsringar och analis av arsringsmaterial särskilt med hänsyn till arsringsbreddens klimatiskt betingade variation // Akad. Avhandling. Stockholm, 1957. N 12.

Farrar J. F., Relton J., Rutter A. J. Sulphur dioxide and growth of *Pinus sylvestris* // J. Appl. Ecol. 1977. Vol. 14. P. 861—875.

Felekaik E. Badania wplywu klimatu na szerokosc przyrostow rocznych drewna sosny pospolitej // Zesz. Nuk. Rol. Akad. techn.-rol. Bydgoszczy. 1989. N 27. P. 11—17.

Forest Condition in a Changing Environment. The Finnish Case / Ed. by Eino Mälkönen. Klumer Academic Publishers. 2000. Vol. 65. 378 p.

Franz F., Pretzsch H. Zuwachsverhalten und Gesundheitszustand der Waldbestande im Bereich des Braunkohlekraftwerkes Schwandorf // Schriftenr. Forstwiss. Fak. Univ. München und Bayer. forstl. Versuchsund Forschungsanst. 1988. Bd 92. S. 46—95.

Fritts H. C. Tree rings and climate. L. etc.: Acad. press. 1976. 567 p.

Havas P., Huttunen S. The effect of air pollution on the radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Biol. Conserv. 1972. Vol. 4. N 5 (October). P. 361—368.

Hustich I. On the correlation between growth and recent climatic fluctuation // Geogr. Ann. 1949. Vol. 31. N 1—2. P. 90—105.

Hustich I. The growth of Scots pine in northern Lapland, 1928—1977 // Ann..Bot. Fenn. 1978. Vol. 15. P. 241—252.

Hustich I., Elfving G. Die radialzuwachs-variationen der Waldgrenzkiefer // Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn. 1944. Vol. 9. N 8. P. 1—18.

Kärenlampi L. On the relationships of the Scots pine annual ring width and some climatic variables at the Kevo Subarctic Station // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1972. Vol. 9. P. 78—81.

Kola Peninsula pollutants and forest ecosystems in Lapland. Final Report of the Lapland Forest Damage Project / Ed. by E. Tikkanen, I. Niemela. Jyvaskyla, Finland, 1995. 82 p.

Leikola M. The influence of environmental factors on the diameter growth of forest trees. Auxanometric study // Acta Forest Fenn. 1969. Vol. 92. 144 p.

Lucier A. A., Warnick W. L., Hyink D. M. Possible bias in tree-ring time series due to mortality // J. Forest. 1989. Vol. 87. N 7. P. 31—32.

Mikola P. Puiden kasvun vaihteluista ja niiden merkityksesta kasvututkimuksissa // Comm. Inst. For. Fenn. 1950. Vol. 38. N 5. P. 17—83.

McClenahen I. R., Dochinger L. S. Thee ring response of white oak to climate and air pollution near the Ohio river valley // J. Environ. Qual. 1985. Vol. 14. N 2. P. 274—280.

Nöjd P. Effects of environmental pollution on the growth of Scots pine in Monchegorsk region // Aerial pollution in Kola Peninsula (April 14—16, 1992, St. Petersburg): Proc. of the International Workshop. St. Petersburg, Apatity, 1993. P. 230.

Nöjd P., Kauppi P. Growth of Scots pine in a changing environment // Kola peninsula pollutants and forest ecosystems in Lapland. Final Rep. Of the Lapl. Forest Damage Project. Jyväskylä, 1995. P. 61—65.

Santensson R. The lichens of Sweden and Norway. Stockholm, Uppsala, 1984. 333 p.

SAS/Stat. User's guide, version 6.0 SAS Institute, Cary, N. C. 1990. 572 p.

Schweingruber F. H. Abrupt changes in growth reflected in tree ring sequences as an expression of biotic and abiotic influences // Invent. et Monit. Endangered Forests. IUFRO Conf. (19—24 Aug., 1985, Zurich). Birmensdorf, 1985. P. 291—295.

Schweingruber F. H., Werii U., Aellen-Rumo K., Aellen M. Weiserjahre als Zeiger extremer Standorteinflusse // Schweiz. Z. Forstw. 1991. Bd 142, HI. P. 33—51.

Siren G. Taka-Lapin metsien historiasta ja ilmastosta historiallisena aikana // Lapin tutkimusseuran vuosikirja. 1961. N 2. P. 29—47.

Spiecker H., Mielikainen K., Kohl M., Skovsgaard J. P. (eds.). Growth trends of European forests. Studies from 12 countries. Springer-Verlag, Heidelberg—Berlin. European Forest Research Report 5. 1996. 372 p.

Tessier L., Serre-Bachet F., Guiot J. Pollution fluoree et croissance radiale des coniferes en Maurienne (Savoie, France) // Ann. sci. forest. 1990. N 47. P. 309—323.

SUMMARY

The detailed study of features of the radial increment of *Pinus sylvestris* in both natural conditions and under influence of industrial atmospheric pollution at the northern limit of its distribution in pine lichen and green moss forests of III—XX classes of age is carried out for the first time. The considerable changes of the radial increment of pine in the northern Kola Peninsula under influence of air pollutants are established. The significant negative correlation is obtained between the increment of pine diameter and the volume of toxic substances ejected to the atmosphere by non-ferrous metal smeltery. Under effect of severe pollution, the rate of the radial increment of all studied age grades of forest stands is reduced down to the minimum value, not exceeding 0.05—0.08 mm per year. The cases of partial or full loss of annual timber layers are not uncommon.

УДК 582.477 : 581.33.2 : 581.162.3 : 581.5 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© А. И. Ругузова

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН И ОПЫЛЕНИЯ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМ. *CUPRESSACEAE*

A. I. RUGUZOVA. MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGYCAL PECULIARITIES IN FORMATION OF POLLEN GRAINS AND POLLINATION IN SOME INTRODUCTED SPECIES OF *CUPRESSACEAE*

Никитский ботанический сад — ННЦ
98648 Украина, АР Крым, Ялта, пгт. Никита
Факс (0654) 33-53-86
E-mail: nbs1812@ukr.net
Поступила 03.12.2003

В статье приводятся результаты изучения влияния условий среды на процессы формирования пыльцевых зерен и опыления у некоторых видов сем. *Cupressaceae*.

Ключевые слова: микростробилы, зрелые пыльцевые зерна, микроспорофилл, микроспорангий, спорогенная ткань, интина, экзина, опыление, *Cupressaceae*.

Формирование жизнеспособных пыльцевых зерен и опыление у покрытосеменных растений, а также влияние на эти процессы условий окружающей среды всегда были в центре внимания исследователей. По этим вопросам имеется обширная литература, которая периодически обобщалась в монографических сводках (Knuth, Loew, 1895—1905; Пономарев, 1957; Фегри, Пейл, 1982; Голубев, Волокитин, 1984; Эмбриология..., 1990). Значительно меньше эти процессы изучены у голосеменных растений (Singh, 1978). Хотя в последнее время им начали уделять большое внимание, в частности в Никитском ботаническом саду — Национальном научном центре (НБС—ННЦ) (Ругузов, 1975; Ругузов и др., 1982, 1985, 1992). Цель наших исследований — выявить влияние условий внешней среды на развитие пыльцевых зерен и процесс опыления у видов сем. *Cupressaceae.*

Материал и методика

Объектами исследований послужили 4 вида из сем. *Cupressaceae*, относящиеся к 3 трибам: *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin (триба *Libocedreae*), *Chamaecyparis lawsoniana* (Murr.) Parl. (триба *Cupresseae*), *Thuja occidentalis* (L.) и *Platicladus orientalis* (L.) Franko (триба *Thujopsideae*). Все виды являются интродуцентами и представлены в арборетуме НБС—ННЦ однодомными особями. Фенологические наблюдения и сбор мужских и женских шишек проводили каждые 7 дней: начиная от закладки репродуктивных органов и заканчивая спустя 2 недели после опыления; в период мейоза и опыления образцы отбирали каждые 2 дня. Часть материала фиксировали по Карнуа (6 : 3 : 1), готовили постоянные препараты-мазки (Ругузов и др., 1986) и проводили ступенчатое промораживание (Яблонский и др., 1976). Препараты окрашивали метиловым зеленым и пиронином по Унна с подкраской алциановым синим (Шевченко, Чеботарь, Ефремова, 1992). Время окраски отрабатывалось для каждого вида. Анализ препаратов проводили на микроскопе Jenaval. Жизнеспособность пыльцы определяли экспресс-методом, разработанным в НБС—ННЦ (Склонная и др., 1992), и на постоянных препаратах-мазках. При изучении морфологии мужских и женских шишек использовали бинокулярную лупу МБС-I. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4, фотоснимки — стереоскопической микрофотонасадкой МНФ-5. Температуру измеряли срочным термометром и термографом, а влажность воздуха — гигрометром. Пользовались также метеоданными, предоставленными метеостанцией, расположенной в пгт. Никита. Для определения pH растворов пользовались универсальной индикаторной бумагой и pH-метром.

Результаты и обсуждение

У всех изученных видов закладка мужских репродуктивных органов проходит в июне, а женских — в июле, на концах укороченных побегов (рис. 1—5). У *C. decurrens* мужские и женские шишки формируются в год закладки. В процессе развития микростробила последовательно образуются: микроспорофиллы, трехслойная стенка микроспорангия и спорогенная ткань, мейоциты, микроспоры и пыльцевые зерна. Материнские клетки микроспор мейотически делятся в первой декаде сентября. Мейоз проходит без отклонений в узком диапазоне температур. Нарушения в мейозе у этого вида, как правило, вызваны высокой температурой воздуха, что в дальнейшем ведет к формированию нежизнеспособных микроспор и пыльцевых зерен. В микроспорах и пыльцевых зернах накапливается крахмал, его гидролиз происходит при снижении температуры воздуха. Микростробил состоит из 12—14 микроспорофиллов, каждый из которых несет 3—4 спорангия, заполненных сферическими двухклеточными (антиредиальная клетка и клетка трубки) пыльцевыми зернами без воздушных мешков. Диаметр пыльцевых зерен колеблется от 36 до 54 мкм. В капельной жидкости с нейтральной или слабощелочной реакцией пыльцевые зерна освобождаются от экзины и значительно увеличиваются (их диаметр варьирует от 54 до 72 мкм, а толщина интины достигает 20 мкм). В зависимости от гидро-термических условий в период мейоза и формирования пыльцевых зерен жизнеспособность пыльцы составляет 92—96 %.

Женскую шишку у этого вида образуют 7 пар чешуй, расположенных попарно-супротивно. В центре шишки расположена пара недоразвитых чешуй, которые не несут семязачатков. Вторая пара чешуй является фертильной, у основания каж-

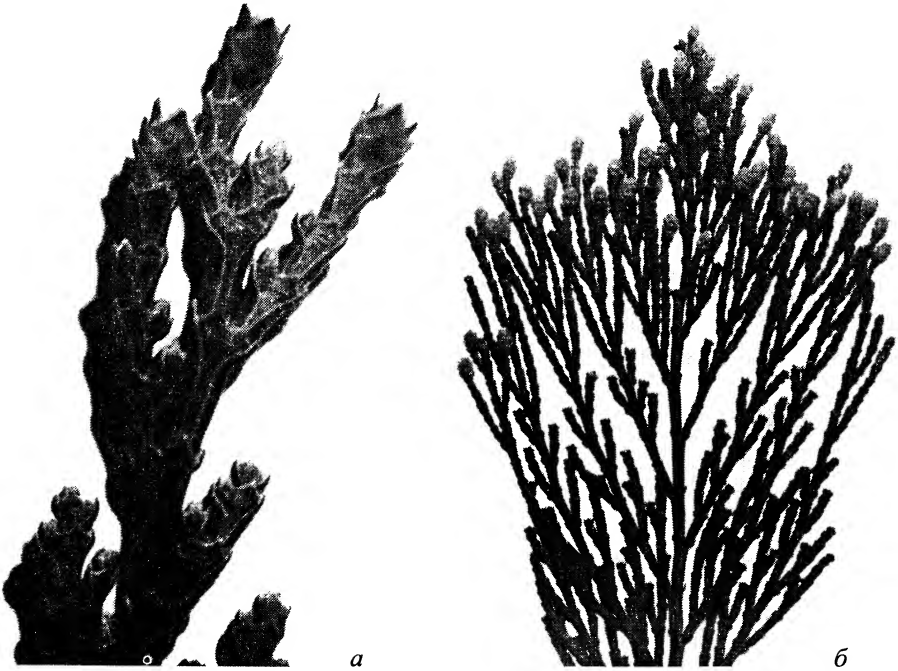


Рис. 1. Побег *Calocedrus decurrens*.
а — с женскими шишками, *б* — с микростробилами.

дой чешуи формируется 2 семязачатка (рис. 6); 3—7-я пары чешуй не несут семязачатков. Они значительно больше фертильных чешуй и образуют воронковидное углубление, в котором расположены фертильные чешуи с семязачатками. В шишке, как правило, 4 бутылковидных семязачатка с довольно длинной микропилярной трубкой и хорошо развитым нуцеллусом.

У *C. lawsoniana*, *T. occidentalis* и *P. orientalis* в год закладки формируются только микроспорофиллы и семенные чешуи; развитие спорангиев и семязачатков проходит уже в следующем году. У *C. lawsoniana* микростробил состоит из 8—12 щитковидных микроспорофиллов и несет 3—4 спорангия, заполненных сферическими одноклеточными пыльцевыми зернами без воздушных мешков. Их диаметр варьирует от 32 до 41 мкм, при освобождении от экзины в капельной жидкости диаметр пыльцевых зерен достигает 40—67 мкм, толщина интины — 16 мкм. Жизнеспособность пыльцы 88 %. В процессе развития микростробила в клетках микроспорофилла, стенке микроспорангия, спорогенной ткани и мейоцитах, микроспорах и пыльцевых зернах накапливается крахмал. В период опыления размер микростробилов и женских шишек 2—3 мм. У основания женской шишки расположены 2 стерильные чешуи, над ними — 3 фертильные, каждая из которых несет 4—5 семязачатков, выше находятся еще 3 фертильные чешуи, у основания каждой формируется 3—4 семязачатка, в центре шишки расположена пара стерильных, недоразвитых чешуй. Однако в большинстве шишек чешуи, несущие семязачатки, расположены не по 3 в одном ряду, а попарно-супротивно. Таких пар в одной шишке 3—4, у основания каждой чешуи формируется 3—5 семязачатков (рис. 7), т. е. их число в шишке колеблется от 18 до 40. Семязачатки колбовидные с хорошо развитым нуцеллусом и воронковидным микропиле (рис. 8). Длина семязачатка равна 738 мкм, ширина — 468 мкм, диаметр микропиле — 180 мкм.

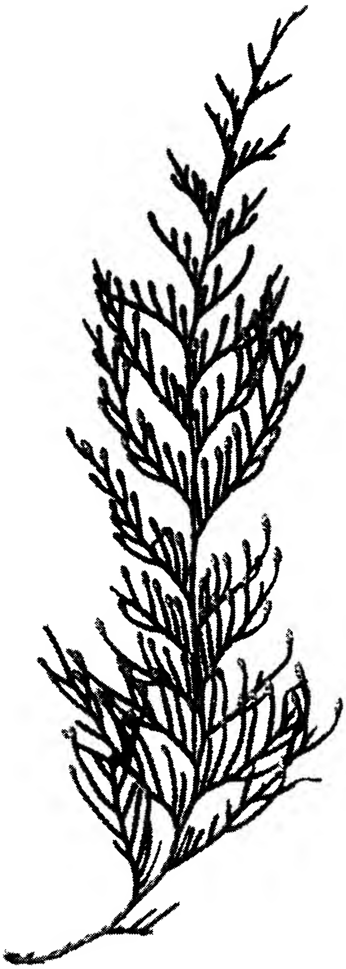


Рис. 2. *Chamaecyparis lawsoniana.*

Побеги с микростробилами.

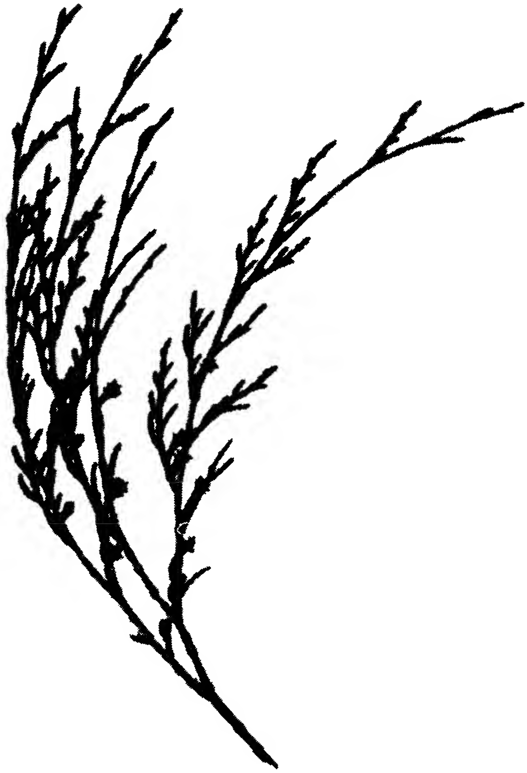


Рис. 3. *Chamaecyparis lawsoniana.*

Побег с женскими шишками в период опыления.

У *T. occidentalis* микростробил состоит из 8—10 маленьких щитковидных микроспорофиллов, каждый из которых несет 2—5 спорангия. В процессе развития спорангия последовательно образуются: трехслойная стенка и спорогенная ткань, мейоциты и микроспоры, пыльцевые зерна. Основная масса пыльцы состоит из двухклеточных пыльцевых зерен, несущих небольшую антеридиальную клетку и большую клетку трубки. В выборках пыльцы 1/3 составляют одноклеточные пыльцевые зерна и от 12 до 32 % оптически пустые пыльцевые зерна (в зависимости от погодных условий в период мейоза и формирования пыльцевых зерен). Пыльцевые зерна без воздушных мешков, сферические, их диаметр колеблется от 36 до 54 мкм, при освобождении от экзины этот показатель варьирует от 54 до 72 мкм, толщина интины равна 12 мкм. Жизнеспособность пыльцы, в зависимости от погодных условий года и генотипа, колеблется от 68 до 88 %. В процессе развития мужской шишки в клетках микроспорофилла, стенки микроспорангия, спорогенной ткани, мейоцитах, микроспорах и пыльцевых зернах накапливается крахмал. Женскую шишку у этого вида формируют попарно-супротивно расположенные 5—6 пар че-

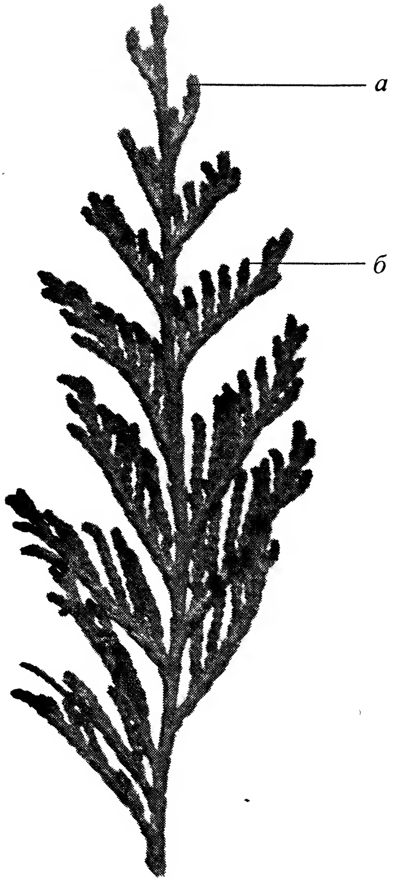


Рис. 4. *Thuja occidentalis.*
Побеги: *а* — с микростробилами; *б* — с женскими шишками.

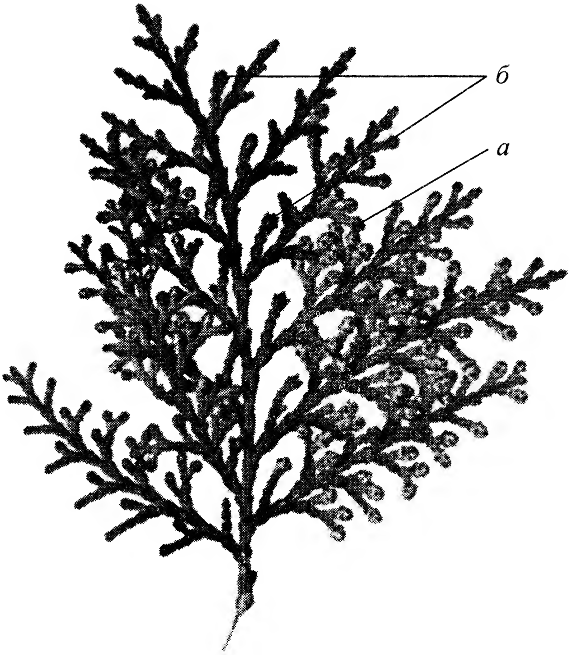


Рис. 5. *Platicladus orientalis.*
Обозначения те же, что и на рис. 4.

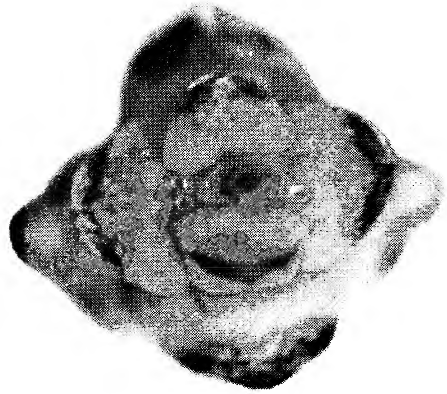


Рис. 6. *Calocedrus decurrens.*
Женская шишка с семяпочками в начале рецептивного периода (вид сверху).

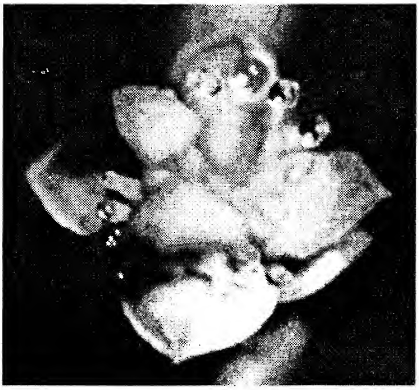


Рис. 7. *Chamaecyparis lawsoniana.*
Обозначения те же, что и на рис. 6.

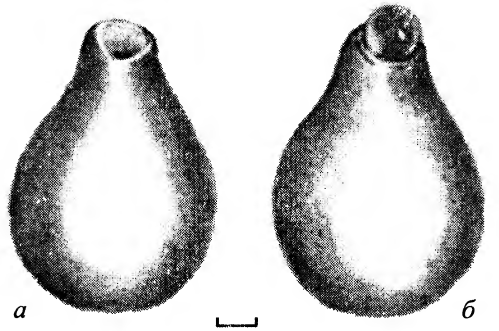


Рис. 8. Семяпочки *Chamaecyparis lawsoniana*.

а — перед опылением, *б* — во время опыления. Масштабная линейка — 10 мкм.

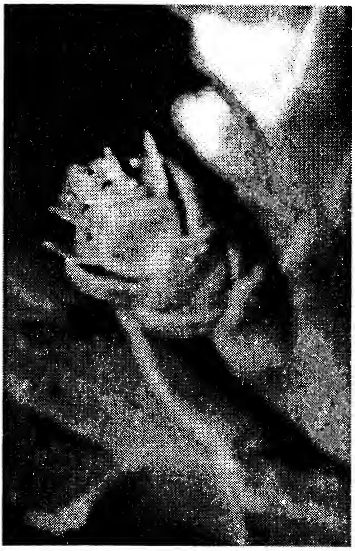


Рис. 9. *Thuja occidentalis*.

Женская шишка с семяпочками в середине рецептивного периода.

шуй. У основания шишки расположены 2—3 пары стерильных чешуй, над ними 2—3 пары фертильных. Если фертильные чешуи расположены в 2 ряда, то нижняя пара чешуй несет по 3 семязачатка, а верхняя — по 2, т. е. в шишке формируется 10 семязачатков. При расположении фертильных чешуй в 3 ряда: нижняя пара несет по 3, следующая пара — по 2 и самая верхняя пара — по 1 семязачатку, т. е. всего в шишке 12 семязачатков. В центре шишки находится пара недоразвитых чешуй, которые не несут семязачатков (рис. 9). Семязачатки яблоковидные с хорошо развитым нуцеллусом и очень короткой микропилярной трубкой (рис. 10). Длина семязачатка — 612 мкм, ширина — 504 мкм, диаметр микропиле — 112 мкм.

У *P. orientalis* мужские и женские шишки также расположены на концах укороченных побегов. Женские шишки находятся в апикальной части побега и ближе к центру (рис. 6). Репродуктивные органы небольшие, в период опыления их размер 3 мм. Микростробилы состоят из 10—12 щитковидных микроспорофиллов с 2—4 спорангиями, которые заполнены двухклеточными сферическими пыльце-

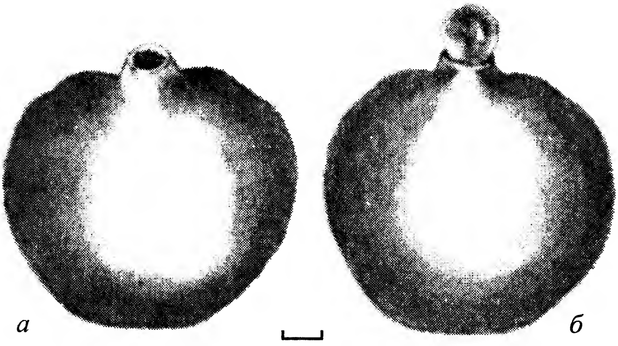


Рис. 10. Семяпочки *Thuja occidentalis*.

Обозначения те же, что и на рис. 8.

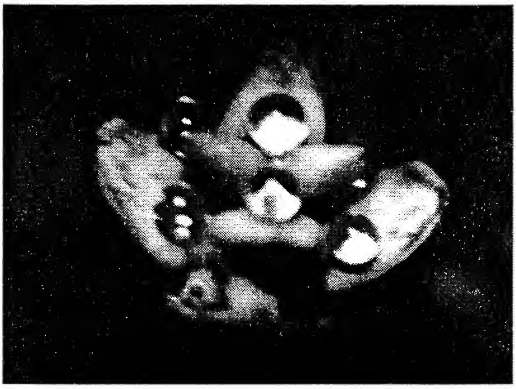


Рис. 11. *Platicladus orientalis*.
Обозначения те же, что и на рис. 9.

выми зернами без воздушных мешков. Диаметр пыльцевых зерен 32 мкм, при освобождении от экзины они увеличиваются в 1.5 раза и их диаметр достигает 48 мкм, толщина интины — 8 мкм. Жизнеспособность пыльцы 81 %. В процессе развития микростробила крахмал накапливается в клетках микроспорофилла и стенке спорангия, спорогенной ткани и мейоцитах, микроспорах и пыльцевых зернах. Женские шишки сформированы 5 парами попарно-супротивно расположенных чешуй. У основания шишки находятся 2 пары стерильных чешуй, над ними — 2 пары фертильных. Каждая фертильная чешуя несет от 1 до 3 семязачатков, т. е. их число в шишке варьирует от 4 до 12, но чаще их 6, поскольку нижняя пара чешуй несет по 2, а верхняя — по 1 семязачатку (рис. 11). В центре шишки расположена пара недоразвитых чешуй, которые не несут семязачатков. Семязачатки небольшие, колбовидные с хорошо развитым нуцеллусом и воронковидным микропиле (рис. 12). Длина семязачатка равна 774 мкм, ширина — 450 мкм, диаметр микропиле — 196 мкм.

У всех изученных видов в процессе формирования микростробила к концу сентября начинает накапливаться крахмал, сначала в клетках микроспорофиллов, позже — в клетках стенки спорангия, спорогенной ткани и мейоцитах, микроспорах и пыльцевых зернах. При снижении температуры воздуха до 4 °C происходит гидро-

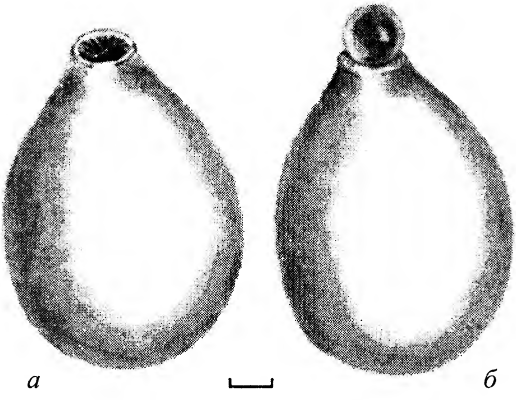


Рис. 12. Семяпочки *Platicladus orientalis*.
Обозначения те же, что и на рис. 8.

лиз крахмала и в клетках накапливаются моносахара, что, как известно, повышает их морозоустойчивость (Крамер, Козловский, 1963). При постепенном снижении температуры воздуха до –5 °С репродуктивные органы и структуры видов *Cupressaceae* успевают адаптироваться и почти не страдают от низкой температуры. Хотя это в значительной степени зависит от стадии развития, на которой находятся репродуктивные органы, что экспериментально нами было установлено при ступенчатом промораживании побегов с микростробилами *C. decurrens* и *T. occidentalis*. Побеги промораживали в течение 3 часов при температуре –10 °С: *C. decurrens* на стадии митоза при формировании антеридиальной клетки и клетки трубки, а *T. occidentalis* на стадии спорогенной ткани. У первого вида погибло 17.7 % клеток, у второго — 74 %. При промораживании побегов обоих видов в течение 3 часов при температуре –15 и –20 °С все микростробилы погибали в результате повреждения проводящей системы несущих их побегов. В природных условиях у всех изученных нами видов сем. *Cupressaceae* наиболее часто повреждения клеток наблюдались в период мейоза, а у *C. decurrens*, *T. occidentalis*, *P. orientalis* и во время митоза при развитии мужского гаметофита в микроспорангии. У всех видов мейоз проходит без нарушений только в узком диапазоне температур: *C. decurrens* — 15—25 °С, *C. lawsoniana* — 4—14, *T. occidentalis* — 4—12, *P. orientalis* — 4—9. При повышении или понижении температуры воздуха в период мейоза наблюдали нарушения, которые в дальнейшем обусловливали формирование нежизнеспособных микроспор и пыльцевых зерен. Нарушения при развитии мужского гаметофита были вызваны низкой температурой воздуха. Но благодаря обильной закладке и формированию мужских репродуктивных органов, а также асинхронности прохождения мейоза даже в пределах микростробила, образуется достаточное количество жизнеспособной пыльцы, и этот фактор не лимитирует образование полноценных семян у изученных видов.

Цикл репродукции у данных видов чаще всего прерывается на стадии опыления. Для успешного опыления семязачатков необходимо одновременно наличие нескольких условий: 1) достаточное количество жизнеспособной пыльцы; 2) определенные гидро-термические условия для функционирования опылительной капли и переноса пыльцы к семязачаткам; 3) способность пыльцевых зерен освободиться от экзины в секрете опылительной капли и достигнуть нуцеллуса семязачатка. Все изученные нами виды являются анемофильными растениями, т. е. пыльца переносится ветром и попадает на чешуи женских шишек. С помощью атмосферной влаги пыльца достигает микропиле семяпочек и попадает на опылительную каплю. Секрет опылительной капли у изученных видов, как и у других видов кипарисовых, таксодиевых и тисовых (Ругузов и др., 1992), вырабатывается апикальными клетками нуцеллуса при определенной температуре и влажности воздуха: у *C. decurrens* при температуре воздуха выше 7 °С и его относительной влажности более 65 %, у *C. lawsoniana* — 8 °С и 60 %, у *T. occidentalis* — 8 °С и 55 %, *P. orientalis* — 6 °С и 70 % соответственно. При оптимальных гидро-термических условиях апикальные клетки нуцеллуса секретируют жидкость, которая заполняет микропилярную трубку и образует капельку на ее верхушке (рис. 6—12). Пыльца, переносимая ветром (его скорость должна быть более 2 м/сек), достигает микропиле семязачатков. В сырую безветренную погоду большинство семязачатков остаются неопыленными или опыляются пыльцой этого же дерева, что в дальнейшем обусловливает формирование неполноценных семян (пустых или выполненных, но без зародыша). При попадании на опылительную каплю пыльцевые зерна освобождаются от экзины. Время, необходимое для сбрасывания экзины, колеблется от 5—8 (*C. lawsoniana*, *P. orientalis*, *C. decurrens*) до 30 мин (*T. occidentalis*). При попадании на опыли-

Доля жизнеспособных пыльцевых зерен в зависимости от pH среды, %

Виды	pH среды						
	8.2	**6.6**	**6.2**	**5.4**	**5.0**	**4.2**	**4.0**
Calocedrus decurrens	96	74	68	36	0	0	0
Chamaecyparis lawsoniana	88	64	51	32	0	0	0
Thuja occidentalis	68	62	48	26	0	0	0
Platicladus orientalis	81	77	76	38	0	0	0

тельную каплю 3—5 пыльцевых зерен она всасывается через 20 мин и доставляет пыльцевые зерна к нуцеллусу. Как было отмечено ранее другими исследователями (Ругузов и др., 1992), время, необходимое для всасывания секрета опылительной капли, прямо пропорционально числу пыльцевых зерен, находящихся на ней. Рецептивный период в пределах дерева варьирует в зависимости от вида: *C. decurrens* — 5—6, *P. orientalis* — 7—9, *C. lawsoniana* и *T. occidentalis* 10—12 дней. Опылительная капля видна на верхушке микропилярной трубки только в то время суток, когда есть оптимальные условия для секреторной деятельности клеток нуцеллуса. Поскольку данные виды опыляются зимой или ранней весной, то опылительная капля у них функционирует, как правило, в самые теплые дневные часы. У всех видов женские шишки готовы к приему пыльцы на несколько дней раньше, чем вскрываются микроспорангии на этом же дереве; так обеспечивается перекрестное опыление. Через неделю после опыления чешуи, формирующие шишку, начинают увеличиваться и постепенно полностью закрывают семязачатки. Создаются благоприятные условия для дальнейшего развития.

Иногда при обилии жизнеспособной пыльцы и регулярном появлении опылительной капли на верхушке микропилярной трубки большинство семяпочек формируют пустые семена. В литературе есть данные (Ругузов и др., 1986; Ругузова, 1998), что при подкислении секрета опылительной капли пыльцевые зерна не могут освободиться от экзины и в половом процессе не участвуют. Пыльцевые зерна видов сем. *Cupressaceae* освобождаются от экзины как в секрете опылительной капли, так и в воде при pH 7.0—8.5. Мы экспериментально проверили способность пыльцевых зерен сбрасывать экзину в жидкой среде в зависимости от ее pH (см. таблицу). Оказалось, что даже в слабокислой среде пыльцевые зерна изученных интродуцентов теряли способность к сбрасыванию экзины; при pH 5.0 ни одно пыльцевое зерно не освободилось от экзины, а при pH 2.0 пыльцевые зерна лопались и их содержимое погибало. В то же время пыльцевые зерна *Juniperus oxycedrus* L. успешно освобождались от экзины в слабокислой среде и теряли эту способность только когда pH среды была ниже 4.0 (Ругузова, 1998). Таким образом, при высоком содержании в воздухе оксидантов секрет опылительной капли подкисляется, пыльцевые зерна не могут освободиться от экзины, не формируют пыльцевую трубку и не участвуют в половом процессе; формируются нежизнеспособные семена.

На ультраструктурном уровне установлено, что у видов сем. *Cupressaceae* (*Juniperus communis* L.) пыльцевые зерна обладают крошечной порой, прикрытой крышечкой, через которую в пыльцевое зерно поступает вода (Duhoux, 1982), интина разбухает и значительно увеличивается, что обусловливает разрыв экзины и ее сползание с пыльцевого зерна. Очевидно, в кислой среде крышечка плотно закрывает пору и препятствует поступлению жидкости в пыльцевое зерно. Оболочка пыльцевого зерна, содержащая полисахариды, белки, ферменты, аскорбиновую кислоту, является живой, физиологически активной структурой, играющей существенную роль в процессе взаимодействия пыльцы с внешней средой (Цингер, Петровская-Баранова, 1961).

Влияние pH среды на жизнеспособность пыльцевых зерен изучено очень мало, а имеющиеся данные чрезвычайно противоречивы. Имеются сведения (Havivi, Leibowitz, 1958), что пыльца *Pinus canariensis* лучше всего формирует пыльцевые трубки при pH среды 2.7. P. Branscheidt (1930), работавший с пыльцой многих видов покрытосеменных растений, пришел к заключению, что их оптимум pH среды при проращивании пыльцы у разных видов значительно варьирует — от 2 до 8. Большинство ученых считают, что для видов покрытосеменных растений оптимум pH среды при проращивании пыльцы лежит между 5.0 и 7.0 (Голубинский, 1974). Очевидно, по этому вопросу необходимы более тщательные исследования, особенно у голосеменных, поскольку литературные данные крайне скудны.

Выводы

1. Закладка репродуктивных органов у всех изученных видов проходит летом на концах укороченных побегов, а их развитие в разные календарные сроки у разных видов.

2. В зависимости от вида микростробил несет 8—14 микроспорофиллов с 2—5 спорангиями. Стенка сформированного спорангия трехслойная, в зрелом спорангии она представлена только экзотецием.

3. При развитии микростробила нарушения наиболее часто имели место в периоды мейоза и митоза при формировании мужского гаметофита в микроспорангии, которые были вызваны высокой и низкой температурой воздуха.

4. Пыльцевые зерна одно- и двухклеточные (антеридиальная клетка и клетка трубки), их жизнеспособность в зависимости от вида и погодных условий года колеблется от 68 до 96 %, но она резко снижается при попадании пыльцевых зерен в кислую среду.

5. Накопление крахмала в репродуктивных органах проходит осенью и зимой, его гидролиз — при снижении температуры воздуха ниже 4 °C, в клетках накапливаются моносахара, что повышает их устойчивость к неблагоприятным условиям внешней среды.

6. При постепенном снижении температуры воздуха до –5 °C репродуктивные органы и структуры мало страдают от низкой температуры, но при скачкообразном изменении температуры они погибают.

7. Семязачаток у всех видов атропный, крассинуцелятный, однопокровный. Число семязачатков в шишке в зависимости от вида варьирует от 4 до 40.

8. Все виды — анемофильные растения и опыляются при помощи опылительной капли, которую секретируют апикальные клетки нуцеллуса только при определенных специфических для каждого вида гидро-термических условиях.

9. У однодомных видов семязачатки готовы к опылению на несколько дней раньше, чем вскрываются микроспорангии на этом же дереве, что обеспечивает перекрестное опыление.

10. Цикл репродукции у изученных видов чаще всего прерывается на стадии опыления, которое проходит нормально только при определенных условиях окружающей среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В. Н., Волокитин Ю. С. Экология опыления компонентов можжевелово-дубовых лесов Южного берега Крыма. Ялта. 1984. 134 с. (Деп. 09.07.84, № 4866-84).

Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. Киев, 1974. 368 с.

Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М., 1963. 627 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Пономарев А. Н. Биология и экология цветения и опыления полевой люцерны и степных злаков: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1957. 23 с.

Ругузов И. А. О двух способах доставки пыльцевого зерна на нуцеллус семяпочки хвойных растений // Бюл. Гос. Никитск. бот. сада. 1975. Вып. 2(27). С. 48—50.

Ругузов И. А., Захаренко Г. С., Склонная Л. У. Закономерности опыления растений порядка *Coniferales* // Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений. Киев, 1982. С. 257—259.

Ругузов И. А., Левон Ф. М., Склонная Л. У. Методические рекомендации по оценке генетического груза и повышению жизнеспособности семян охраняемых хвойных растений. Ялта, 1986. 25 с.

Ругузов И. А., Склонная Л. У., Кузнецов С. И. Сравнительное изучение строения женской шишки сосны крымской и кедра гималайского в связи с семенной продуктивностью в Крыму // Биология интродуцированных растений. М., 1985. С. 130—135.

Ругузов И. А., Склонная Л. У., Чеботарь А. А. Об опылительной капле у хвойных // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 40—52.

Ругузова А. И. Влияние pH опылительной капли на развитие пыльцевых зерен можжевельника красного // Бюл. Гос. Никитск. бот. сада. 1998. Вып. 80. С. 117—123.

Склонная Л. У., Ругузов И. А., Костина В. П. Методические рекомендации по рациональному использованию крымского генофонда *Juniperus foetidissima* Willd. Ялта, 1992. 41 с.

Фегри К., Пейл Л. Основы опыления. М., 1982. 379 с.

Цингер Н. В., Петровская-Баранова Т. П. Оболочка пыльцевого зерна — живая, физиологически активная структура // ДАН СССР. 1961. Т. 138. № 2. С. 466—469.

Шевченко С. В., Чеботарь А. А. Особенности эмбриологии маслины европейской // Тр. Гос. Никитск. бот. сада. 1992. Т. 113. С. 52—61.

Яблонский Е. А., Елманова Т. С., Кучерова Т. П., Шолохов А. М. Методические рекомендации по комплексной оценке зимостойкости южных плодовых культур. Ялта, 1976. 22 с.

Эмбриология растений. М., 1990. Т. 1. 509 с.

Branscheidt P. Zur Physiologie der Pollenkeimung und ihrer experimentellen Beeinflussung // Planta. 1930. Bd 2. N 2. S. 368.

Duhoux E. Mechanism of exine rupture in hidratea taxoid type of pollen // Grana. 1982. Vol. 21. P. 1—7.

Havivi E., Leibowitz J. Investigations in the germination and respiration of pollen of *Pinus canariensis* // Bull. Res. Council Israel. 1958. Vol. D6. N 4. P. 259.

Knuth P., Loew E. Handbuch der Blütenbiologic. Leipzig, 1895—1905. Bd I—III. N 2. 2973 p.

Singh H. Embryology of gymnosperms. Berlin, Stuttgart, 1978. 304 p.

SUMMARY

The results of the study of reproductive organs and structures and environmental effect on their formation and pollination process in 4 cultivated species of the family *Cupressaceae*: *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin, *Chamaecyparis lawsoniana* (Murr.) Parl., *Thuja occidentalis* L., *Platicladus orientalis* (L.) Franko are given. All the studied species lay down the microstrobils in summer, when days lengthen, but their development proceeds in different time, depending on species. Mature pollen grains consist of one or two cells, without air sacks. Their vitality depends of species and the environmental conditions of a year, and can vary from 68 to 96 %, but it decreases sharply when pollen grains get into the acid medium. The reproductive cycle in these species is most often broken at the stage of pollination, because this process proceeds normally only in certain ecological conditions.

УДК 581.526.53 : 574.45

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© И. Н. Оловянникова

ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ЗАВОЛЖСКОЙ ГЛИНИСТОЙ ПОЛУПУСТЫНЕ

I. N. OLOVYANNIKOVA. THE DYNAMICS OF PRODUCTIVITY OF VEGETATION COVER IN TRANSVOLGA CLAY SEMIDESERT

Институт лесоведения РАН
143030 Московская обл., Успенское

Поступила 13.03.2003
Окончательный вариант получен 03.09.2003

Непрерывные 35-летние наблюдения на участках с растительностью пустынного (чернополынная ассоциация), полупустынного (ромашниковая асс.) и степного (разнотравно-злаковая асс.) типов, слагающих единый комплекс, выявили различия между ассоциациями в их реакции на влагообеспеченность и во взаимоотношениях между доминантами. Продукция надземной фитомассы всех ассоциаций зависит в основном от атмосферного увлажнения и, кроме того, от конкуренции между доминантами. В первых двух ассоциациях наиболее продуктивные доминанты (*Artemisia pauciflora* и *Tanacetum achilleifolium*) конкурентно слабее других видов, но более засухоустойчивы и проявляют свойства фитоценотических патиентов; они дают максимальную продукцию в умеренно сухие годы и меньшую во влажные, когда испытывают конкурентное давление виолентов. В самых влажных условиях (разнотравно-злаковая ассоциация) наиболее продуктивный доминант (*Stipa korshinskii*) — явный виолент, и продуктивность его и ассоциации в целом растет вслед за ростом увлажненности.

Ключевые слова: полупустыня, Заволжье, растительные сообщества, продуктивность, конкуренция.

В предлагаемой статье проанализирована динамика продукции надземной фитомассы основных ассоциаций комплексного растительного покрова Заволжской глинистой полупустыни и их доминантов, а также основных факторов, определяющих продуктивность. Исследования велись на Джаныбекском стационаре Института лесоведения РАН с 1959 по 1994 гг. на целинных участках, ранее подверженных сильному выпасу. С начала 1950-х годов здесь сохранялся лишь слабый выпас, и растительность постепенно возвратилась к состоянию, близкому к климаксовому, а ее компоненты — к динамическому равновесию со средой (Николаев и др., 1997).

Стационар находится на границе России (Волгоградская обл.) и Казахстана, в 30 км севернее оз. Эльтон. Климат этого региона засушлив и континентален. Годовая норма осадков 293 мм, из которых 162 мм выпадает в теплое полугодие; средняя испаряемость (976 мм) более чем втрое превышает сумму осадков.

Объектом исследований взят характерный для этого региона комплексный растительный покров, господствующий на водораздельной равнине — полупустынный солонцовый комплекс (Оловянникова, 1966). Комплексность почвенно-растительного покрова определяется здесь микрорельефом. Наблюдениями охвачены все 3 его элемента. Микроповышения с солончаковыми солонцами имеют растительный покров с чертами пустынного типа (прутняково-чернополынная ассоциация); солонцы образуют основной фон равнины и занимают около 50 % ее площади. Микропонижения (западины), вкрапленные в этот фон, с незасоленными лугово-каштановыми (темноцветными черноземовидными) почвами занимают 25 % площади; они имеют растительный покров степного типа (разнотравно-злаковая ассоциация). Западины окружены каемками микросклонов с зональными светлокаштановыми почвами, которые тоже занимают 25 % площади; растительный покров здесь типично полупустынный (типчаково-пустынножитняково-ромашниковая ассоциация). В дальнейшем эти 3 ассоциации будут для краткости именоваться по основным доминантам: чернополынная, ромашниковая и разнотравно-злаковая.

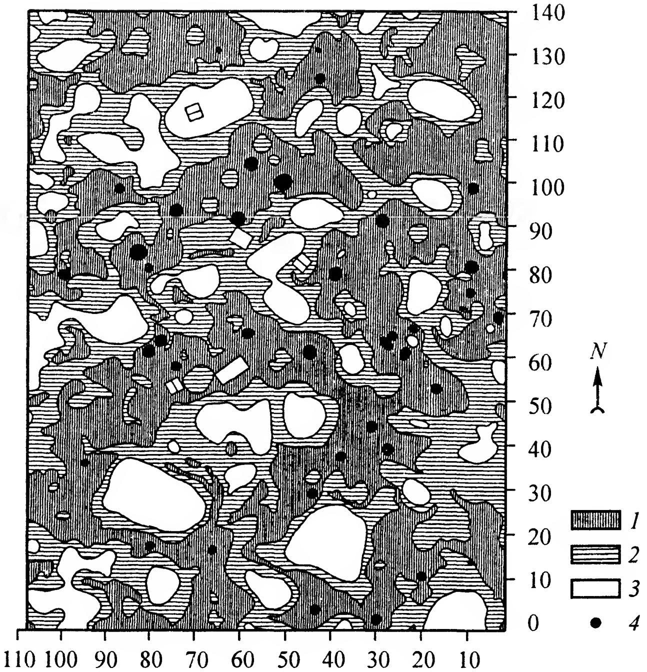


Рис. 1. Карта растительности ключевого участка на солонцовом комплексе (Волгоградская обл., Джаныбекский стационар).

1 — прутняково-чернополынные ассоциации на солончаковых солонцах, *2* — ромашниковые ассоциации на светло-каштановых почвах, *3* — разнотравно-злаковые ассоциации на лугово-каштановых почвах, *4* — сусликовины. Масштаб 1 : 250.

Реальная структура комплексности этой территории и размеры элементов комплекса представлены на рис. 1.

За счет перераспределения снега и талых вод по микрорельефу из всего количества осенне-зимне-весенних осадков микросклоны получают в среднем 144 мм (100 %), западины — 332 (250 мм), а микроповышения — 80 (60 мм) (Роде, 1963). В результате на микроповышениях и микросклонах формируется непромывной тип водного режима, а в западинах — периодически промывной тип; через западины пополняются соленые грунтовые воды под равниной, а под западинами формируются линзы пресной воды. Глубина залегания грунтовых вод 6—7 м при высоте капиллярной каймы 3 м. Элементы комплекса сильно различаются по глубине промачивания почв (30 см на солонцах, 120 — на светло-каштановой почве и от 200 — до сквозного на лугово-каштановой), что определяет большую разницу в засоленности почвенного профиля и грунтовых вод. Эти различия привели к формированию на элементах комплекса растительности разных типов.

Комплексные биогеоценотические исследования глинистой полупустыни ведутся на Джаныбекском стационаре с 1950 г., но материалы по многолетней динамике продуктивности целинной растительности не были опубликованы. Данные, собранные в 1951—1958 гг. (Каменецкая и др., 1955; Гордеева, Ларин, 1965), касаются периода восстановления растительности после сильного выпаса и их трудно сопоставлять с нашими материалами. Зависимость продуктивности 3 ассоциаций от погоды рассмотрена Т. Г. Гильмановым и А. И. Иващенко (1990), но из-за короткого срока наблюдений (3 года) картина получилась весьма неполная.

Материал и методика

Для учета продукции живой надземной фитомассы растительного покрова использован метод «максимального укоса»: на солонцовом комплексе в 3 основных ассоциациях ежегодно проводили укосы на метровых площадках в 6—10-кратной повторности. Растения срезали на уровне почвы. Учет делали в период максимального накопления биомассы ассоциаций: в чернополынной ассоциации в середине мая, в ромашниковой в конце мая—начале июня, в разнотравно-злаковой в первой половине июня. Учитывалась зеленая масса в воздушно-сухом состоянии с разделением по видам.

Использованные в работе метеорологические данные получены на Джаныбекской метеостанции, работающей с 1951 г. и расположенной в 6 км от стационара. Помимо стандартных данных вычислены и использованы испаряемость за теплое полугодие и коэффициент весеннего увлажнения.

Основным методом обработки собранных данных был корреляционный анализ. На основе корреляций продукции зеленой биомассы ассоциаций и их доминантов с количеством осадков за разные периоды гидрологического года выбран наиболее значимый показатель — сумма осадков с августа по май; эта величина была избрана нами как показатель атмосферной увлажненности для характеристики лет и периодов. Выделяя такой интервал, мы в нарушение традиций вынуждены к холодному полугодию гидрологического года присоединять август и сентябрь предшествующего года, так как осадки этих двух месяцев определяют возможность и интенсивность осенней вегетации ряда видов, в том числе и доминантов, а от этого зависят скорость и интенсивность их весеннего роста и продуктивность.

Взаимоотношения каждого доминанта с другими определяются его жизненной стратегией. Эти отношения могут принимать характер острой конкуренции. Корреляционный анализ позволил выявить случаи конкуренции за влагу между доминантами в ассоциациях и отчасти оценить ее напряженность. На существенную конкуренцию двух видов за влагу указывает отрицательная корреляция между величинами их продуктивности; при этом слабая, нулевая, а тем более отрицательная корреляции продуктивности вида с количеством осадков, как правило, указывают на его угнетенное положение в конкурентной борьбе за влагу.

Названия растений приведены в соответствии с монографией С. К. Черепанова (1995).

Результаты и обсуждение

Внутривековая изменчивость атмосферной увлажненности в регионе и продуктивность ассоциаций

Детальный анализ длительных изменений климата Прикаспийской низменности сделан Л. Г. Динесманом (1960) на основании литературных и архивных материалов. Им установлено для этого региона чередование многолетних влажных и сухих периодов — отрезков векового климатического цикла. Начиная с середины XVIII в. увлажненность возрастала, к началу XIX в. достигла максимума, который более уже не повторялся, затем в течение почти всего XIX в. продолжался многолетний засушливый отрезок. В конце XIX—начале XX в. выделяются: 1889—1928 гг. — влажный отрезок с очень частыми весенними затоплениями понижений рельефа; 1929—1955 гг. — засушливый отрезок цикла; как показали дальнейшие наблюдения, он длился по крайней мере до середины 1980-х годов.

ТАБЛИЦА 1

Гидрометеорологическая характеристика периодов увлажненности, выделенных во второй половине XX в.

Периоды увлажненности	Годы	Осадки, мм				Испаряемость за теплое полугодие, мм	Коэффициент весенней увлажненности
		гидрологический год	холодное полугодие	теплое полугодие	в августе—мае		
I	1959—1966	264	132	132	221	1005	131.4
II	1967—1975	273	143	130	221	1028	108.2
III	1976—1985	302	133	169	236	942	127.6
IV	1986—1994	361	131	230	278	856	199.8
	Средняя многолетняя (1951—1994)	295	132	163	234	976	137.0

Примечание. Гидрологический год — с 1 октября по 30 сентября; холодное полугодие — с октября по март; теплое полугодие — с апреля по сентябрь. Испаряемость — потенциальная величина испарения со свободной водной поверхности, вычисляемая по средней температуре и средней относительной влажности воздуха; коэффициент весенней увлажненности — сумма осадков за холодное полугодие, умноженная на коэффициент увлажнения в апреле—мае.

Во второй половине XX в. на основании гидрометеорологических показателей (осадков, испаряемости, периода коэффициента весеннего увлажнения) мы выделили на фоне засушливого отрезка векового цикла 4 более кратких периода протяженностью по 8—10 лет (табл. 1, 2; рис. 2, *А*): I — средний по увлажненности, испаряемость и коэффициент весенней влагообеспеченности близок к среднему много-

ТАБЛИЦА 2

Продуктивность ассоциаций и их доминантов по периодам увлажненности (воздушно-сухой вес, $г \cdot м^{-2}$ и % от продуктивности ассоциации)

Ассоциации и их доминанты	Периоды увлажненности							
	I		II		III		IV	
	$г \cdot м^{-2}$	%	$г \cdot м^{-2}$	%	$г \cdot м^{-2}$	%	$г \cdot м^{-2}$	%
Чернополынная ассоциация								
Ассоциация в целом	112		75		96		109	
Черная полынь	105	94	63	84	67	70	47	43
Прутняк	0	0	2	4	9	10	23	21
Мятлик луковичный	2	2	5	6	14	15	28	26
Ромашниковая ассоциация								
Ассоциация в целом	153		119		152		148	
Ромашник	110	72	69	58	68	45	61	44
Житняк пустынный	38	25	37	31	51	34	44	30
Типчак	0.2	0.1	1.5	1.2	12	8	25	17
Мятлик луковичный	5.1	3.4	5.1	4.3	7.6	5.0	7.1	4.8
Разнотравно-злаковая ассоциация								
Ассоциация в целом	235		259		291		330	
Тырса	72	31	80	31	107	37	330	134
Люцерна	37	16	20	8	50	14	43	13
Житняк гребневидный	37	16	47	18	34	12	24	7
Типчак	45	19	49	19	51	18	56	17
Разнотравье	32	13	33	13	40	15	42	13

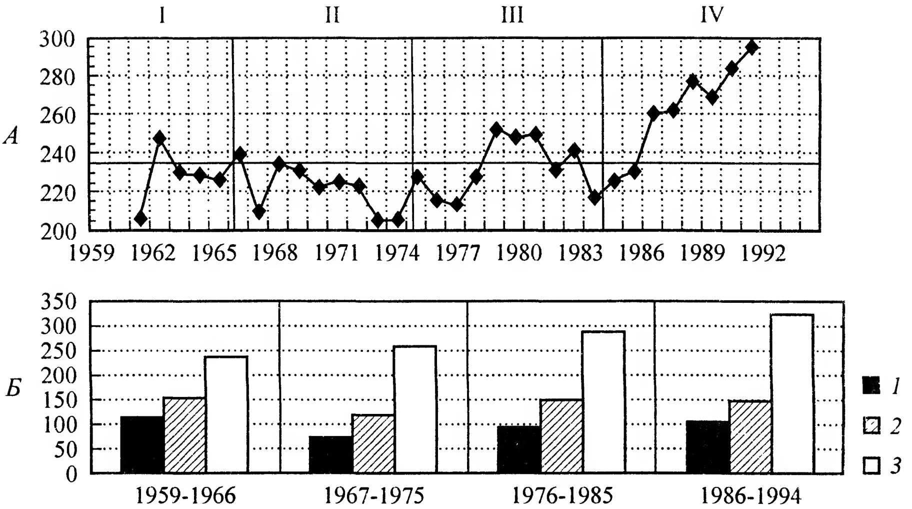


Рис. 2. Динамика осадков с августа по май и продукции надземной фитомассы основных ассоциаций по периодам увлажненности (I—IV) во второй половине XX в.

А — пятилетняя скользящая сумма осадков с августа по май и средняя за период наблюдений, мм; *Б* — среднее значение продукции надземной фитомассы, г · м$^{-2}$, за период. Ассоциации: *1* — чернополынная, *2* — ромашниковая, *3* — разнотравно-злаковая.

летнему; с двумя засушливыми и двумя влажными годами, в их числе рекордно влажный 1964 г., когда осадков выпало 170 % от средней многолетней за гидрологический год и 171 % — за август—май; II — засушливый, по количеству осадков близкий к предыдущему, но резко выделяющийся наиболее высокой испаряемостью, минимальным коэффициентом весеннего увлажнения и двумя сильными засухами, в числе которых катастрофическая засуха 1972 г.; III — средний по увлажненности, несколько влажнее первого, близкий к средним многолетним показателям, но с нарастающей в течение периода увлажненностью, 1 год был засушливым и 5 лет влажнее средней многолетней нормы; IV — наиболее влажный, в основном за счет осадков теплого полугодия, без засух, 6 лет из 9 с годовыми осадками, значительно превышающими средние многолетние. Более детально величины продукции надземной фитомассы по ассоциациям за годы наблюдений представлены в табл. 2.

Весьма возможно, что наши наблюдения приходятся на отрезок векового климатического цикла, когда засушливый период начал сменяться влажным.

Продукция надземной фитомассы во всех трех ассоциациях обнаружила положительную связь с наиболее значимым показателем атмосферной увлажненности — суммой осадков с августа по май, вместе с тем по характеру динамики продуктивности ассоциации сильно различаются (рис. 2, *Б*).

Чернополынная ассоциация, менее других обеспеченная влагой, проявила максимальную продуктивность в I периоде, среднем по увлажненности; в сухом II периоде она резко снизилась; в следующие 2 периода с ростом влагообеспеченности она увеличивалась и почти достигла продуктивности в I периоде. Величина продукции этой ассоциации менее тесно и достоверно коррелировала с суммой осадков в августе—мае, чем у других ассоциаций ($r = 0.28$; $\beta = 93$ %).

Ромашниковая ассоциация, несколько лучше обеспеченная влагой, по динамике продукции была очень сходна с чернополынной: в 1-й период продуктивность также была максимальной, в засушливый она снизилась, в 3-м и 4-м периодах с ростом увлажненности она достигла прежнего уровня. Корреляция продукции с осадками положительная и достоверная (r = 0.52; β = 99 %).

Разнотравно-злаковая ассоциация, наиболее обеспеченная влагой, в отличие от других неизменно увеличивала свою продукцию от периода к периоду в течение всего времени наблюдений: она была минимальной в первом периоде, а в последнем, наиболее влажном, достигла максимума. Корреляция продукции с осадками положительная и достоверная (r = 0.49; β = 98.5 %).

Динамика продуктивности доминантов чернополынной ассоциации (пустынный тип растительности)

Для пустынного типа растительности наиболее характерна прутняково-чернополынная ассоциация. Ее доминанты — черная полынь (*Artemisia pauciflora* Web.) и прутняк простертый (*Kochia prostrata* (L.) Schrad.); оба галоксерофиты, полукустарнички длительно вегетирующие, полынь — с периодом летнего полупокоя. Много эфемеров и эфемероидов, при цветении создающих красочный аспект. Постоянно присутствует и периодически доминирует эфемероид мезоксерофит мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L.). На поверхности почвы обычны лишайники и сине-зеленые водоросли. Эта ассоциация слабее других обеспечена влагой, минимальна здесь и продукция надземной фитомассы: она составила в среднем за 35 лет наблюдений 9.3 ц · га$^{-1}$ с колебанием по годам от 3.9 до 18.2 ц · га$^{-1}$.

Черная полынь давала большую часть продукции ассоциации в течение всего периода наблюдений, во все периоды и почти во все годы. Ее продуктивность обнаружила достоверную отрицательную корреляцию с количеством осадков, выпавших с августа по май (r = –0.38; β = 97 %). Динамика ее продуктивности по периодам была сходна с динамикой продуктивности ассоциации в целом; величина продукции была максимальной в I периоде, среднем по увлажненности, резко сократилась во II (засушливом) периоде и была минимальной в IV, наиболее влажном (рис. 3, *А*; табл. 3). В первые 13 лет учетов в ассоциации практически отсутствовали другие доминанты, возможно, из-за сильного выпаса до 1950 г. (рис. 3, *А*).

Катастрофическая засуха 1972 г. вызвала сильные изменения в растительном покрове, особенно в чернополынной ассоциации (Оловянникова, 1977). За гидрологический год выпало лишь 154 мм осадков (52.7 % от средней многолетней нормы), в августе—мае соответственно 140 мм (59.8 %), а испаряемость составила 1509 мм при средней 965 мм и в 9.8 раза превысила годовое количество осадков. От засухи сильно пострадала черная полынь, имеющая поверхностную корневую систему, многие растения не успели тронуться в рост и засохли, у прочих длина молодых побегов не превышала 2—3 см. В еще более подавленном состоянии черная полынь была в следующем, влажном 1973 г.: более 50 % особей за зиму погибло; на смену погибшим появилось много молодых семенных экземпляров черной полыни (16—20 на 1 м^2), они быстро росли и даже формировали генеративные побеги, но масса их была небольшая. Восстановление полыни задерживала ее конкуренция с мятликом и сорными видами (эксплерентами настоящими), которые разрослись на освободившихся от полыни участках и дали 46 % общей продукции ассоциации (табл. 4); среди сорняков обычно преобладала *Descurainia sophia* (L.) Webb., обычны были *Alyssum turkestanicum* Regel et Schmalh., *Lepidium perfoliatum* L., *Lappula stricta* (Ledeb.) Guerke и *Lamium amplexicaule* L. Влияние засухи продолжало сказываться и во влажном 1974 г.: внешний облик растительности изменился до неузнаваемости, максимального развития достигли сорные виды, давшие 50 % надземной продукции, тогда как черная полынь дала всего 29 %; однако

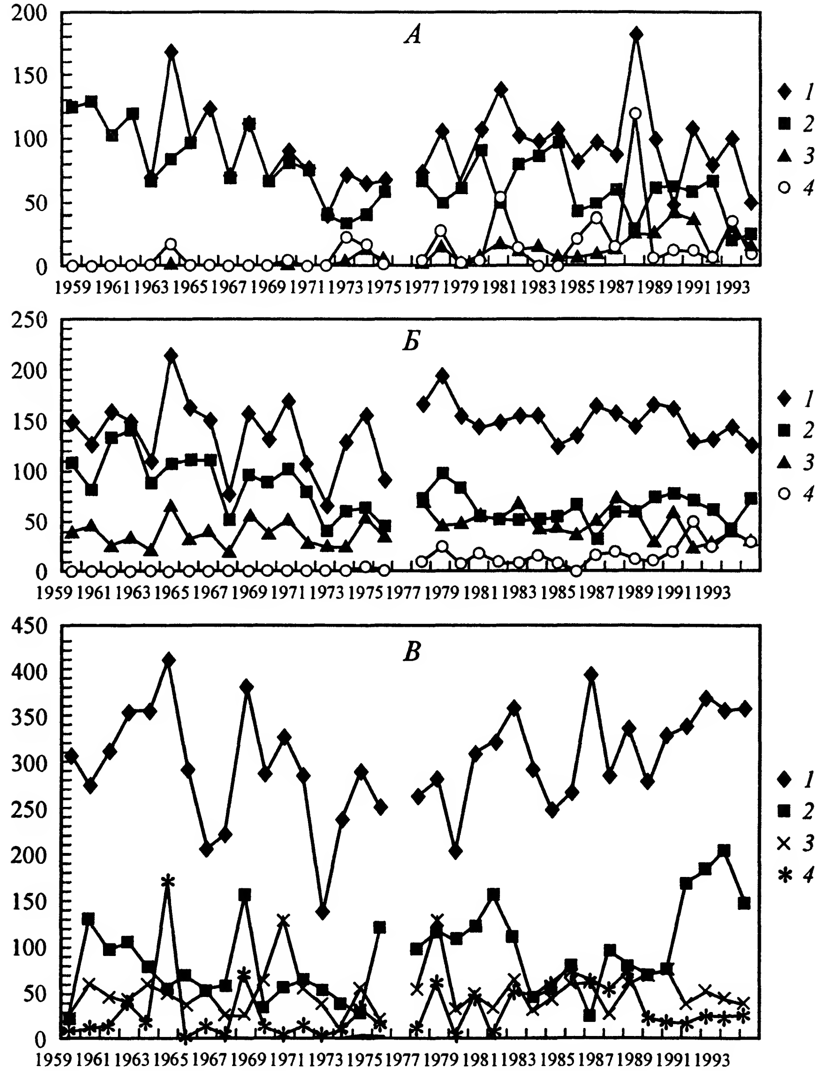


Рис. 3. Динамика продукции надземной фитомассы ассоциаций и их доминантов в 1959—1994 гг. (г · м$^{-2}$).

А — чернополынная ассоциация: *1* — ассоциация в целом, *2* — черная полынь, *3* — прутняк, *4* — мятлик луковичный. *Б* — ромашниковая ассоциация: *1* — ассоциация в целом, *2* — ромашник, *3* — житняк пустынный, *4* — типчак. *В* — разнотравно-злаковая ассоциация: *1* — ассоциация в целом, *2* — тырса, *3* — типчак, *4* — люцерна румынская. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — надземная фитомасса, г · м$^{-2}$.

уже в следующем, 1975 г. она дала уже 88 %, сорняки почти исчезли и появился прутняк (табл. 4).

В наступившем затем III периоде нарастающей увлажненности продукция надземной массы черной полыни возросла до 67 г · м$^{-2}$, но она уже не господствовала безраздельно и давала в общей продукции лишь около 70 %. В IV, наиболее влажном периоде, ее продуктивность значительно снизилась (до 47 г · м$^{-2}$) почти до 50 % от средней многолетней и составила всего 43 % от продукции ассоциации.

Прутняк простертый к началу 1950-х годов преобладал над черной полынью (Каменецкая, 1952). Во влажные 1952 и 1953 гг. началось успешное семенное во-

ТАБЛИЦА 3

Значение продукции надземной биомассы ассоциаций и их доминантов по периодам увлажненности

Ассоциации и их доминанты	Продукция надземной биомассы							
	I		II		III		IV	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
А. Чернополынная ассоциация								
Ассоциация в целом	112	100	75	100	96	100	109	100
Черная полынь	105	94	63	84	67	70	47	43
Прутняк	0	0	2	4	9	10	23	21
Мятлик луковичный	2	2	5	6	14	15	28	26
Б. Ромашниковая ассоциация								
Ассоциация в целом	153	100	119	100	152	100	148	100
Ромашник	109	71	69	58	68	45	61	44
Житняк пустынный	38	25	37	31	51	34	44	30
Типчак	0.2	0.2	1.5	1.2	12	8	25	17
Мятлик луковичный	5	3.4	5.1	4.3	7.6	5.0	7.1	4.8
В. Разнотравно-злаковая ассоциация								
Ассоциация в целом	235	100	259	100	291	100	330	100
Тырса	72	31	80	31	107	37	134	40
Люцерна	37	16	20	8	40	14	43	13
Житняк гребневидный	37	16	47	18	34	12	24	7
Типчак	45	19	49	19	51	18	56	17
Разнотравье	32	13	33	13	40	15	42	13

Примечание. I—IV — периоды увлажненности (см. табл. 1). Продукция надземной биомассы: А — воздушно-сухой вес, г·м$^{-2}$; Б — доля от продукции ассоциации, %.

зобновление полыни, а ряд последующих засух и, возможно, сильное повреждение прутняка в 1953 г. гусеницами степного кистехвоста привели к резкому сокращению его участия в ассоциации. Восстановление прутняка началось в 1955 г., но шло очень медленно как до начала наших наблюдений (Гордеева, Ларин, 1965), так и в первые два периода изучаемого отрезка времени (до 1975 г.); во втором (засушливом) периоде его продукция составила в среднем всего 2.7 % продукции ассоциации. Начиная с 1978 г., с повышением увлажненности в регионе, продукция надземной массы прутняка стала быстро расти; в III периоде (периоде роста увлажненности) была вчетверо выше, чем в предыдущем, а в IV периоде (влажном) средняя продуктивность прутняка достигла 23 г·м$^{-2}$ и составила 21 % от продуктивности ассоциации (в отдельные годы до 40 %; табл. 2; рис. 3, *А*). Прутняк снова вошел в число доминантов ассоциации и стал наряду с мятликом серьезным конкурентом черной полыни. Из сказанного видно, что в отличие от черной полыни прутняк увеличивал свою продуктивность с ростом увлажненности (корреляция с осадками в августе—мае положительная и достоверная: $r = 0.44$; $\beta = 99$ %).

Мятлик луковичный во второй половине XX в. развивал надземную массу лишь эпизодически — в годы с хорошим увлажнением; в остальные годы не отрастал совершенно. Продукция мятлика обнаруживает тесную и достоверную положительную корреляцию с суммой осадков с августа по май ($r = 0.42$; $\beta = 99$ %). По характеру динамики обилия и продуктивности его следует считать эпизодическим абсолютным доминантом (Работнов, 1992).

ТАБЛИЦА 4

Динамика продуктивности чернополынной ассоциации и ее доминантов

Годы	Надземная зеленая фитомасса									
	Ассоциация в целом		Доминанты							
			Черная полынь		Прутняк		Мятлик луковичный		Сорняки	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
1971	75	100	75	100	0	0	0	0	0	0
1972	39	100	39	100	0	0	0	0	0	0
1973	74	100	32	46	3	3	23	22	10	14
1974	134	100	39	29	13	10	15	11	66	50
1975	66	100	58	88	4	6	0	0	4	6

Примечание. А — воздушно-сухой вес, г·м$^{-2}$; Б — доля, %. В 1972 г. была катастрофическая засуха.

В течение второй половины XX в. по мере роста увлажненности региона доля мятлика в продукции ассоциации увеличивалась (табл. 3; рис. 3, *А*). В первые 25 лет (1951—1975 гг.) он вегетировал редко, в дальнейшем — почти ежегодно и значительно интенсивнее. В I периоде (среднем по увлажненности) мятлик за 8 лет вегетировал всего 1 раз — в исключительно влажном 1964 г. Во II, засушливом периоде, он вегетировал трижды, и его продуктивность возросла почти вдвое, до 6 % от продуктивности ассоциации. В III периоде, когда увлажненность нарастала, мятлик появлялся почти ежегодно (8 раз за 10 лет) и дал в среднем 15 %, а в 1981 г. — 48 % продукции ассоциации, превзойдя другие виды. Мятлик стал главным конкурентом черной полыни. В IV периоде, самом влажном, продуктивность мятлика продолжала расти и составила в среднем 28 г·м$^{-2}$ — 26 % от продуктивности ассоциации, а в 1988 — даже 118 г·м$^{-2}$ (65 %), что привело к резкому снижению в этом году продуктивности черной полыни — до 15 % общей продуктивности ассоциации (рис. 3, *А*); во все последующие годы до конца наблюдений мятлик вегетировал, но продуктивность его была невелика, и только в 1993 г. он дал 35 % общей продуктивности — и черная полынь в этом году имела самую низкую продуктивность за все годы наблюдений (20 г·м$^{-2}$ и 20 % общей продуктивности); причина этого — совместное конкурентное влияние на нее мятлика и прутняка, которые в этом году дали 40 % общей продуктивности. Таким образом, периодически вегетирующий мятлик луковичный по своей продуктивности в отдельные годы превосходил другие виды ассоциации и, потребляя ресурсы, которые могли быть использованы черной полынью, ограничивал ее продуктивность.

Приведенные выше материалы свидетельствуют о том, что продукция черной полыни, наиболее продуктивного из доминантов этой ассоциации, в меньшей мере зависит от увлажненности и в большей — от конкурентных отношений полыни с другими доминантами. При этом конкуренция обостряется во влажные годы и периоды. О слабости позиций черной полыни в конкурентной борьбе за влагу говорит достоверная отрицательная корреляция между продукцией черной полыни и количеством осадков, тогда как у прутняка простертого и мятлика луковичного эта корреляция достоверная положительная. На наличие конкуренции указывает также достоверная отрицательная корреляция между продукцией черной полыни и продукцией прутняка простертого и мятлика луковичного (соответственно $r = -0.48$; $\beta = 99.5$ % и $r = -0.52$; $\beta = 99$ %).

По нашему мнению, черная полынь проявляет несомненные признаки фитоценотического патиента (Раменский, 1938; Миркин, Розенберг, 1979; Работнов, 1992): она способна успешно расти при относительно низкой увлажненности, близкой к средней многолетней. При значительном росте увлажненности в 1980—1990-е годы более конкурентно сильные, но менее засухоустойчивые доминанты-виоленты прутняк и мятлик значительно увеличили свою продукцию и оказали на черную полынь сильное угнетающее воздействие, что привело к снижению продуктивности полыни и к ограничению роста продукции ассоциации в целом. При этом рост продукции этих двух виолентов едва компенсировал снижение продукции полыни и общая продукция ассоциации с ростом увлажненности не росла или росла очень медленно. Таким образом, продуктивность этой ассоциации определялась прежде всего атмосферной увлажненностью, но здесь сильны и конкурентные отношения между доминантами, сильнее проявляющиеся во влажные годы и периоды и значительно влияющие на продуктивность отдельных видов и на продуктивность ассоциации в целом.

Динамика продуктивности доминантов ромашниковой ассоциации (полупустынный тип растительности)

В комплексной полупустыне Прикаспийской низменности полупустынный тип растительности был выделен Б. А. Келлером (1936). Этот тип приурочен к зональным светло-каштановым почвам микросклонов. В господствующей здесь типчаково-пустынножитняково-ромашниковой ассоциации основные доминанты полукустарничек эуксерофит ромашник (*Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch. Bip.), эуксерофиты рыхлодерновинный злак житняк пустынный (*Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link.) Schult.) и плотнодерновинный злак типчак (*Festuca valesiaca* Gaudin), все длительно вегетирующие, с периодом летнего полупокоя, мало различающиеся по глубине корневой системы (около 120 см). В ассоциации много эфемеров и эфемероидов, среди последних повсеместно присутствует мятлик луковичный.

Влагообеспеченность растений на микросклонах выше, чем на солонцах микроповышений, соответственно выше здесь и продуктивность ассоциации; продукция надземной фитомассы составила в среднем за 35 лет наблюдений 14.3 ц · га$^{-1}$ с колебанием по годам от 6.6 до 21.4 ц · га$^{-1}$.

По данным Келлера (1936) и А. М. Швыряевой (1939), в 1930—1940-х годах в окрестностях стационара в этой ассоциации был обилен (*cop*) типчак; Келлер выделил здесь типчаково-пиретровую ассоциацию. Однако в 1950 г. типчака среди доминантов уже не было — вероятно, вследствие сильного выпаса (Каменецкая, 1952): сохранившиеся дерновины типчака были сильно повреждены и частично выбиты, доминировали ромашник и житняк пустынный.

Наши учеты в 1959—1994 гг. показали, что изменения продуктивности этой ассоциации по периодам были сходны с изменениями чернополынной (рис. 2, *Б*). Засуха 1972 г. и здесь оказала сильное влияние на растительность: продукция ассоциации в год засухи была очень низкой (6.6 ц · га$^{-1}$), основную часть ее составляли доминанты; их рост был сильно подавлен и часть особей усохла. В следующем, 1973 г., здесь, как и в чернополынной ассоциации были обильны мятлик луковичный и сорняки, которые вместе с мятликом маскировали комплексность равнины. Восстановление растительности после засухи в ромашниковой ассоциации шло значительно быстрее, чем в чернополынной: уже в 1973 г. ромашник составил 46.5 % продуктивности ассоциации, а массовое развитие сорняков в этом году закончилось.

Рассмотрим теперь динамику продуктивности доминантов этой ассоциации по периодам увлажненности.

Ромашник по продукции надземной фитомассы во все периоды превосходил другие доминанты, и его продукция неуклонно снижалась от I до IV периода (рис. 3, *Б*; табл. 3); максимальной она была в I периоде с увлажненностью, близкой к средней многолетней, а затем была существенно ниже и изменялась слабо, но несколько снизилась в IV (влажном) периоде. Столь же неуклонно снижалась и его доля в общей продукции ассоциации — в 1960-е годы она составляла 65—70 %, а в последующие до 30—45 %. При этом продуктивность ромашника не обнаруживала корреляции с осадками в августе—мае.

Житняк пустынный. На протяжении всех 35 лет его продуктивность изменялась мало (табл. 3; рис. 3, *Б*), но общая тенденция изменений была та же, что и у ассоциации в целом. Минимум продуктивности приходится на II (засушливый) период, а максимум — на III период (нарастания увлажненности). При этом продуктивность житняка была еще более стабильна, чем продуктивность ромашника: его доля в продукции ассоциации колебалась в течение 35 лет от 25 до 44 %. Корреляция продуктивности житняка с осадками в августе—мае положительная и достоверная ($r = 0.34$; $\beta = 95$ %).

Типчак в первые годы наблюдений, как уже было сказано, в травостое почти отсутствовал. После сильного ослабления выпаса в 1950-х годах восстановление типчака шло очень медленно, скорее всего из-за общего дефицита влаги в I и II периодах и нескольких сильных засух. В I периоде продуктивность типчака составила в среднем 0.2 г · м$^{-2}$ или 0.1 % продукции ассоциации. С ростом увлажненности продукция его надземной фитомассы с 1977 г. стала увеличиваться и в IV (влажный) период составила в среднем 25 г · м$^{-2}$ с колебаниями по годам от 10 до 50 г · м$^{-2}$ (10—30 % продуктивности ассоциации). Типчак хорошо восстановился, и ассоциация вновь стала типчаково-пустынножитняково-ромашниковой (рис. 3, *Б*). Состав и строение сообщества приблизились к состоянию в 1930—1940-х годах. Корреляция продуктивности типчака с количеством осадков в августе—мае положительная и достоверная ($r = 0.37$; $\beta = 97$ %).

Мятлик луковичный в ромашниковой ассоциации во второй половине XX в. подчинялся тем же закономерностям формирования продуктивности, что и в чернополынной ассоциации: в первые 2 периода он вегетировал здесь редко и слабо, с улучшением увлажненности он стал вегетировать почти ежегодно и более обильно; при этом продуктивность мятлика была здесь во все годы ниже, чем в чернополынной ассоциации и имела меньший диапазон колебания (табл. 3; рис. 3, *Б*). Соответственно и доля участия мятлика в продуктивности ромашниковой ассоциации была небольшой, и он не выступал здесь в роли эпизодического абсолютного доминанта.

В целом можно заключить, что динамикой продуктивности в ромашниковой ассоциации управляют те же основные факторы, что и в чернополынной: увлажненность и конкуренция между доминантами. Поэтому продукция надземной фитомассы в обоих ассоциациях менялась по периодам увлажненности однотипно. Сходными были и отношения между доминантами: наиболее продуктивный доминант (ромашник) имеет явные черты фитоценотического патиента, продуктивность его не проявляет корреляции с суммой осадков в августе—мае; во влажные годы он не способен увеличивать свою продуктивность из-за усиления конкуренции с типчаком — явным виолентом, увеличивающим в эти годы свою продуктивность и долю в продуктивности ассоциации. На конкуренцию между этими видами указывает и наличие достоверной отрицательной корреляции между величинами их продуктивности ($r = -0.37$; $\beta = 97$ %). Вероятно, более слабая конкуренция происходит и между ромашником и житняком пустынным. Конкуренция ромашника с этими видами не столь сильна, как у черной полыни с мятликом и прутняком, возможно, из-за невысокого обилия этих злаков в ассоциации.

Динамика продуктивности доминантов разнотравно-злаковой ассоциации (степной тип растительности)

Степная растительность западин богата и разнообразна по видовому составу. По сравнению с другими элементами комплекса она получает в отдельные годы дополнительно за счет поверхностного стока до 200 мм влаги; некоторые виды могут в небольшом количестве использовать пресные грунтовые воды. Поэтому ей свойственна самая высокая на солонцовом комплексе биологическая продуктивность: в среднем 27.2 ц · га$^{-1}$ с колебаниями по годам 13.7—41 ц · га$^{-1}$.

В полидоминантной разнотравно-злаковой ассоциации основу растительности составляют длительно вегетирующие дерновинные злаки, дающие в среднем 80 % продукции. Наиболее продуктивный доминант ассоциации — тырса (*Stipa korshinskii* Roshev.), мезоксерофит, длительно вегетирующий злак с глубокой корневой системой (до 250 см) без периода летнего полупокоя; она дает в среднем 30—40 % продукции ассоциации. Типчак (*Festuca valesiaca* Gaudin) и житняк гребневидный (*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.) входят в группу злаков раннелетнего цикла с менее глубокой корневой системой (100—120 см), длительно вегетирующие с периодом летнего полупокоя. Люцерна румынская (*Medicago romanica* Prod.) — мезоксерофит с глубокой корневой системой (до 270 см), длительно вегетирующий вид без периода полупокоя. Мезоксерофитное разнотравье (*Galium ruthenicum* Willd., *Artemisia austriaca* Jacq., *Galatella villosa* Reichenb. fil., *Eremogone longifolia* (Bieb.) Fenchel, *Phlomoides tuberosa* (L.) Moench, *Phlomis pungens* Willd. и другие виды) в сумме дает в среднем 12—14 % продукции ассоциации.

Как было показано выше, растительность этой ассоциации по характеру динамики продуктивности и по реакции на изменения увлажненности значительно отличается по периодам от двух других ассоциаций: на протяжении всей второй половины XX в. в ней шло неуклонное нарастание продукции надземной фитомассы с минимумом в первом и максимумом в последнем (влажном) периоде, когда она значительно превысила среднюю многолетнюю величину за годы наблюдений. Во II (засушливом) периоде катастрофическая засуха 1972 г. сильно сказалась на растительности этой ассоциации. Продукция в этом году была самой низкой за все годы: 137 г · м$^{-2}$, что вдвое ниже средней многолетней, в низкорослом разреженном травостое 92 % составляли злаки. Основные изменения произошли в следующем влажном 1973 г.: с весны большинство доминантов было угнетено, злаки составляли 56 % продукции ассоциации. Общая продукция ассоциации составила всего 235 г · м$^{-2}$. Особенно снизилась продуктивность тырсы, она была самой низкой за годы наблюдений — 16 % продукции ассоциации. В то же время пышно развивались и цвели виды разнотравья, а также сорные растения; последние составили 19 % продукции ассоциации. В отличие от других ассоциаций мятлика луковичного здесь было мало, всего 4 % от общей продукции. В 1974 г. началось быстрое восстановление растительного покрова: продукция (306 г · м$^{-2}$) была уже выше средней многолетней, были хорошо развиты злаки и многие виды разнотравья, доля сорняков сократилась до 2 %, восстановились прежние состав и структура сообщества. В целом, несмотря на засуху, в засушливом II периоде продуктивность ассоциации была несколько выше, чем в I. В III периоде с нарастанием увлажненности увеличилась и продуктивность этой ассоциации, а в IV периоде она достигла максимума (330 г · м$^{-2}$).

Рассмотрим теперь динамику продуктивности доминантов этой ассоциации по периодам увлажненности.

Тырса (наиболее продуктивный доминант ассоциации) господствовала в продукции травостоя почти безраздельно всю вторую половину XX в. По динамике своей продуктивности она однотипна с ассоциацией в целом (табл. 3; рис. 3, *В*): минимальной продукция была в I периоде, во II (засушливом) она была несколько выше. В засуху 1972 г. у тырсы не было столь длительного и продолжительного спада продуктивности, как у наиболее продуктивных доминантов в двух других ассоциациях. С 1976 г. с ростом увлажненности продукция тырсы увеличилась и в IV (влажном) периоде была максимальной (134 г · $м^{-2}$, 40 % продукции ассоциации). Тырса, судя по динамике ее продуктивности, несомненный виолент, конкурентно наиболее сильный среди доминантов ассоциации. Продукция ее надземной фитомассы проявляет достоверную положительную корреляцию с суммой осадков с августа по май ($r = 0.38$; $\beta = 97.5$ %). В благоприятных условиях западин тырса смогла в полной мере проявить свои конкурентные возможности. Наиболее заметно конкурентное воздействие тырсы сказывается на житняке гребневидном — в IV (влажном) периоде его продуктивность и участие в общей продуктивности резко снизились. В меньшей мере влияние тырсы сказалось на люцерне румынской и типчаке.

Типчак по доле участия в продукции ассоциации стоит на втором месте после тырсы. В отличие от других доминантов ассоциации он в течение всей второй половины XX в. почти не менял своей продуктивности, был заметен лишь незначительный ее рост от I до IV периода (с 45 до 56 г · $м^{-2}$). В отличие от ромашниковой ассоциации, где типчак выступал как явный виолент и его продуктивность проявляла тесную положительную корреляцию с количеством осадков, в разнотравно-злаковой ассоциации связи между этими величинами не было, что, возможно, говорит о некотором подавлении типчака более сильным конкурентом — тырсой.

Житняк гребневидный проявил совсем особый характер изменений продуктивности по периодам увлажненности: максимальной она была во II, наиболее сухом периоде, и затем до конца столетия неуклонно снижалась; минимальной она была в IV, самом влажном периоде, что указывает на конкурентную подавленность житняка гребневидного в этой ассоциации; о том же говорит и явная тенденция к отрицательной корреляции между продукциями житняка и тырсы ($r = -0.26$; $\beta = 86$ %).

Разнотравье. Продуктивность этой группы видов, преимущественно мезоксерофитов, как и продуктивность ассоциации в целом и большинства ее доминантов, неуклонно возрастала от I до IV периода (табл. 3) и проявила достоверную положительную корреляцию с суммой осадков с августа по май ($r = 0.35$; $\beta = 96$ %). Из этого видно, что разнотравье не испытывало заметного конкурентного подавления. Участие разнотравья в продуктивности ассоциации почти не менялось, составляя 13—15 %, и эти виды мало влияли на суммарную продукцию ассоциации.

Люцерна румынская по направленности изменений продуктивности отличалась от прочих доминантов этой ассоциации: минимальной ее продукция была во II (засушливом) периоде, а максимальной — в III и IV периодах при нарастании увлажненности (табл. 3; рис. 3, *В*). Характерная черта люцерны — более резкие, чем у других доминантов, колебания ее продукции по годам и по периодам увлажненности. Так, в сухие годы после исключительно влажного 1964 г. продукция люцерны резко снизилась: в 1965 г. до 3—12 г · $м^{-2}$, а в 1966 г. она вовсе не отмечена в учетах. В катастрофически засушливом 1972 г. люцерна дала лишь около 1 % продукции ассоциации. В относительно влажные годы при осадках, превышающих среднюю многолетнюю (330 и более мм за год), продукция люцерны достигала 50—60 г · $м^{-2}$. Максимальная продукция ее надземной биомассы отмечена в исключительно влажном 1964 г., когда люцерна превзошла все остальные доминанты (170 г·м$^{-2}$, 40 % от продукции ассоциации); при этом продуктивность тырсы составляла всего 51 г·м$^{-2}$ (12 %).

Продуктивность люцерны связана достоверной положительной корреляцией с суммой осадков в августе—мае (r = 0.37; β = 97 %). По типу жизненной стратегии ее следует отнести к виолентам, ее позиции усиливает возможность отчасти использовать грунтовые воды. Однако по конкурентным способностям люцерна значительно уступает тырсе в силу своей меньшей засухоустойчивости и превосходит тырсу по продукции надземной фитомассы лишь в особо влажные годы. Видимо, между этими видами проявляются и конкурентные отношения: если между величинами их продукции видна лишь слабая тенденция к отрицательной корреляции (r = –0.15; β = 41 %), то их участие в общей продукции ассоциации связано достоверной отрицательной корреляцией (r = –0.45; β = 99.2 %).

В целом динамика продуктивности разнотравно-злаковой ассоциации проявляет следующие закономерности. В отличие от чернополынной и ромашниковой ассоциаций продукция ее надземной фитомассы по периодам неуклонно возрастала в течение всей второй половины XX в. и была максимальной в IV (влажном) периоде. В катастрофическую засуху 1972 г. продукция ее сократилась в меньшей степени, чем у других ассоциаций, и быстрее восстановилась. Основным фактором динамики продуктивности этой ассоциации была атмосферная увлажненность. Конкурентные отношения между доминантами в этой ассоциации не столь напряженные, как в других: лишь тырса, явный виолент, оказывает значительное угнетающее воздействие на житняк гребневидный и в небольшой степени на люцерну румынскую и типчак.

Заключение

Непрерывные многолетние наблюдения (1959—1994 гг.) на участках с растительностью пустынного типа (чернополынная ассоциация), полупустынного (ромашниковая) и степного (разнотравно-злаковая), слагающих единый растительный покров трехчленного солонцового комплекса, характерного для заволжской глинистой полупустыни, выявили различия между ассоциациями в закономерностях формирования продуктивности и во взаимоотношениях между доминантами.

Ведущий фактор динамики продуктивности — атмосферная увлажненность. Годичная продукция надземной фитомассы каждой из трех ассоциаций положительно коррелирует с количеством выпавших осадков, наиболее тесно — с их суммой, выпавшей с августа по май. За время наших наблюдений сменились 4 периода увлажненности: средний, засушливый, снова средний и влажный. В 2 более сухих экотопах солонцового комплекса (в чернополынной и ромашниковой ассоциациях) продукция растительности изменялась по периодам вслед за изменением их увлажненности, но ее роста в последнем (влажном) периоде не было. В отличие от них разнотравно-злаковая ассоциация продолжала увеличивать продукцию, которая во влажном периоде достигла максимума. Причина этого в том, что продуктивность ассоциаций, помимо влагообеспеченности, в значительной степени определяется конкурентными отношениями между их доминантами.

О наличии конкуренции и отчасти о ее напряженности судили по 2 признакам. На достаточно сильную конкуренцию 2 видов за влагу указывает отрицательная корреляция между величинами их продукции; при этом у конкурентно более сильного вида будет более тесная положительная корреляция продуктивности с количеством осадков, а у конкурентно более слабого эта корреляция будет снижаться вплоть до нуля или даже до отрицательной величины.

В двух более сухих экотопах (чернополынной и ромашниковой ассоциациях) наиболее массовые и продуктивные доминанты (*Artemisia pauciflora* и *Tanacetum achilleifolium*) конкурентно слабее других доминантов, но превосходят их по засухоустойчивости (фитоценотические патиенты). Они дают максимальную продукцию в относительно сухие годы и периоды (когда другие доминанты страдают от засухи), но снижают свою продуктивность и долю в продукции ассоциации во влажные годы, испытывая конкурентное давление интенсивно растущих виолентов, перехватывающих в эти годы избыток влаги. Корреляция продуктивности с количеством осадков у *Artemisia pauciflora* была достоверно отрицательной, а у *Tanacetum achilleifolium* близкой к нулю. В более обеспеченной влагой ромашниковой ассоциации конкуренция была менее напряженной, чем в чернополынной. В разнотравно-злаковой ассоциации иная картина: здесь наиболее продуктивный доминант (*Stipa korshinskii*) — конкурентно-сильный вид (виолент), интенсивно увеличивающий продукцию во влажные годы, но его конкурентное давление на другие доминанты не оказывает заметного воздействия на продуктивность ассоциации в целом, напряженность конкуренции в этой ассоциации невелика.

Годы наших наблюдений пришлись на многолетний засушливый отрезок векового климатического цикла в Прикаспийской низменности, начавшийся с 1930-х годов, возможно, на его конец и начало движения к более влажному времени. После окончания наблюдений в 1994 г. относительно влажный период продолжался по крайней мере до 2002 г., грунтовые воды стабилизировались на более высоком уровне (4.5 м), капиллярная кайма приблизилась к поверхности. Близость соленых вод под солонцами и светло-каштановыми почвами и пресных вод под лугово-каштановыми заметно сказалась на растительном покрове во всех ассоциациях, но эти явления требуют особого и длительного изучения.

Благодарности

Автор благодарит Г. В. Линдемана за статистическую обработку многолетних материалов и помощь в подготовке рукописи к печати.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48186) и Программы «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гильманов Т. Г., Иващенко А. И. Первичная продуктивность экосистем солонцового комплекса глинистой полупустыни Северного Прикаспия // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1990. № 4. С. 600—611.

Гордеева Т. К., Ларин И. В. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М.; Л., 1965. 160 с.

Динесман Л. Г. Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. М., 1960. 160 с.

Каменецкая И. В. Естественная растительность Джаныбекского стационара // Тр. Комплексной экспедиции по полезащитному лесоразведению. 1952. Т. 2. Вып. 3. С. 101—162.

Каменецкая И. В., Гордеева Т. К., Ларин И. В. Структура и динамика естественной растительности в районе Джаныбекского стационара // Тр. Ин-та леса. М., 1995. Т. 25. С. 175—211.

Келлер Б. А. Краткий сводный очерк растительности // Растительность Каспийской низменности между реками Волгой и Уралом. Сер. Волжско-Каспийская. М.; Л., 1936. Т. 1. Вып. 2. С. 15—73.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология: принципы и методы. М., 1978. 212 с.

Николаев В. А., Копыл И. В., Линдеман Г. В. Ландшафтный экотон в полупустыне Северного Прикаспия // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5 (География). 1997. № 2. С. 34—39.

Оловянникова И. Н. Водный режим растительности солонцового комплекса Прикаспия и условия лесоразведения // Искусственные насаждения и их водный режим в зоне каштановых почв. М., 1966. С. 185—315.

Оловянникова И. Н. Влияние засухи 1972 г. на растительность солонцового комплекса Северного Прикаспия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. № 6. С. 63—73.

Работнов Т. А. Фитоценология. Изд. 3. М., 1992. 351 с.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое обследование земель. М., 1938. 620 с.

Роде А. А. Водный режим и баланс целинных почв полупустынного комплекса // Водный режим почв полупустыни. М., 1963. С. 5—83.

Швыряева А. М. Эволюция растительного покрова темноцветных западин в двучленном комплексе // Сов. бот. 1939. № 2. С. 20—28.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The observations were carried out during 35 years in plots with vegetation of desert type (*Artemisia pauciflora* association), semidesert type (*Tanacetum achilleifolium* association) and steppe type (forbgrass association), which compose the complex vegetation cover in the plain of Kaspian (Prikaspiiskaya) Lowland. Distinctions are found between these associations in relations of their productivity with water supply and in mutual relations of their dominants. The dynamics of productivity of the aboveground phytomass in all associations depended mainly on atmospheric precipitation, and in addition on competition between the dominants: in two first-mentioned associations, the most productive dominants (*Artemisia pauciflora* and *Tanacetum achilleifolium*) are exceeded by other dominants in competitive ability, but exceed them in drought resistance (patients). In wet years, they decrease productivity, being suppressed by dominants-violents (*Kochia prostrata* and *Poa bulbosa* in the first-mentioned association and *Festuca valesiaca* in the second). The most productive dominant in the third association (*Stipa korshinskii*) is a violent. The productivity of the leading dominant in the first association demonstrates negative correlation with moisturing, in the second one the correlation is zeroth, in the third one is positive.

УДК 622.342 : 581.8.525.42 + 582.734.3(470.3)

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© Ф. Г. Мовсумова

РОЛЬ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE* В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ СОЛЯНКОВЫХ ПУСТЫНЬ АЗЕРБАЙДЖАНА

F. G. MOVSUMOVA. THE ROLE OF *CHENOPODIACEAE* REPRESENTATIVES IN THE PLANT COMMUNITIES OF SALTWORT DESERTS IN AZERBAIJAN

Институт Ботаники НАН Азербайджана
370073 Баку, Патамдартское шоссе, 40
Факс (99412)39-33-80
E-mail: botanika@baku.ab.az
Поступила 17.04.2002
Окончательный вариант получен 01.07.2003

Проведено биоэкологическое исследование представителей сем. *Chenopodiaceae* в пустынных фитоценозах Азербайджана. Выявлено 2 новых ценозообразователя — *Anabasis salsa* и *Aellenia glauca*. Установлено, что растительные сообщества в пустынных регионах в основном формируются различными видами эдификаторов и доминантов сем. *Chenopodiaceae*.

Ключевые слова: *Chenopodiaceae*, виды, биоэкологические особенности, солянковые пустыни, доминанты, эдификаторы, Азербайджан.

Сем. *Chenopodiaceae* (маревые) занимает одно из основных мест во флоре и растительности пустынь Азербайджана. Из 100 родов и 1400 видов, широко распространенных в пустынях земного шара, во флоре Азербайджана, были известны 33 рода и 101 вид (Ильин, 1938; Гроссгейм, 1945, 1949; Исаев, 1952; Карягин, 1952; Мусаев, 1988; Меницкий, 1994). В результате ревизии материалов, хранящихся в Гербариях Института ботаники (ВАК) и Нахичеванского Научного Центра НАН Азербайджана, для флоры этой территории было впервые приведено 2 рода — *Climacoptera* Botsch. и *Aellenia Ulbr.* и 3 вида — *Atriplex patens* (Litv.) Iljin, *Petrosimonia glauca* (Pall.) Bunge и *Chenopodium strictum* Roth. (Мовсумова, 1988; Гаджиев и др., 1989). По нашим данным, во флоре Азербайджана насчитываются 35 родов и 104 вида. Найдено 30 новых местонахождений представителей сем. *Chenopodiaceae* на территории солянковых пустынь Мильской, Муганской, Ширванской равнин и Нахичеванской АР (Мовсумова, 1988; Гаджиев и др., 1989; Ибрагимов, Мовсумова, 1989; Gadjiev, Movsumova, 2002). Представители семейства распространены очень неравномерно. Свыше 80 видов встречаются в южной части республики, особенно на юго-востоке, в районе Приараксинской долины в Нахичеванской АР. Они преимущественно принадлежат к родам *Halostachys*, *Halocnemum*, *Salsola* и *Girgensohnia.*

Целью настоящей работы было уточнение таксономического состава сем. *Chenopodiaceae* на территории Азербайджана и биоэкологическое исследование его представителей, образующих сообщества в солянковых пустынях.

На основании биоэкологических и биоморфологических исследований 1984—2001 гг. были выявлены 24 рода и 80 видов сем. *Chenopodiaceae*, произрастающих в солянковых пустынях Азербайджана. Наиболее часто встречаются 35 видов, редко — 50. На долю ксерофитов приходится 72 %, мезофитов — 28 %. На морском побережье значительный удельный вес приходится на долю галофитов (80 видов — 65 %). Сравнительно бедно представлены псаммофиты (13 видов) и кальцефиты (5), к числу которых относятся и петрофиты.

При анализе флоры солянковых пустынь Азербайджана нами установлено, что по числу родов и видов сем. *Chenopodiaceae* занимает первое место. Наиболее крупными являются 4 рода: *Salsola* L., *Atriplex* L., *Chenopodiuim* L. и *Suaeda* Forssk. ex Scop., содержащие от 7 до 16 видов; из этих 4 родов 3 можно отнести к полиморфным, содержащим 12 и более видов (табл. 1).

Следует отметить, что по обилию видов *Salsola* (солянка) (16 видов) пустынная флора Азербайджана аналогична флорам соседнего Ирана и Средней Азии. Черты флоры Древнего Средиземноморья ярко проявляются в видовом обилии родов *Salsola* (16), *Atriplex* (14), *Chenopodium* (12) и *Suaeda* (7).

В составе географических элементов первое место принадлежит ирано-туранским и туранским видам (56 видов), включая прикаспийские и центрально-азиат-

ТАБЛИЦА 1

Число видов основных родов сем. *Chenopodiaceae* во флоре солянковых пустынь Азербайджана

Роды	Число видов	Доля от общего числа видов сем. *Chenopodiaceae* флоры Азербайджана, %
Salsola L.	16	15.4
Atriplex L.	14	13.4
Chenopodium L.	12	11.5
Suaeda Forssk. ex Scop.	7	6.7
Итого:	49	47.0

ские. Большинство представителей этой группы, как указывалось выше, характерны для долины реки Аракс и прибрежий Каспийского моря. Второе место занимают степные (в широком понимании) понтическо-средиземноморские виды семейства. *Chenopodium album* является космополитом.

Среди представителей *Chenopodiaceae*, населяющих солянковые пустыни, имеется 7 эндемичных видов, относящихся к 2 родам. 5 видов являются кавказскими эндемиками: *Atriplex fomini* Iljin, *Salsola tamamschjanae* Iljin, *S. nitraria* Pall., *S. nodulosa* (Moq.) Iljin, *S. cana* C. Koch, а 2 — азербайджанскими: *Salsola futilis* Iljin и *S. flavovirens* Iljin. О кавказских эндемиках сем. *Chenopodiaceae* отмечено в литературе (Тахтаджян и др., 1956; Тахтаджян, Федоров, 1972). Большинство этих эндемиков относятся к переднеазиатскому классу ксерофильного типа ареалов, к атропатенской группе. Эндемичные для Азербайджана виды сем. *Chenopodiaceae* могут быть обнаружены в прилегающих областях Ирана и Турции (Aellen, 1967; Jalili, Jamzad, 1999).

В результате проведенных исследований установлено, что в связи с интенсивным использованием солянковых пустынь Азербайджана в качестве зимних пастбищ многие виды сем. *Chenopodiaceae* исчезают или сокращают свой ареал. Из них следует отметить *Bienertia cycloptera* Bunge, *Salsola flavovirens* Iljin, *S. futilis* Iljin, *S. tamamschjanae* Iljin, *S. paulsenii* Litv, *S. stellulata* Korov. (= *S. tomentosa* (Moq.) Spach), *Anabasis brachiata* Fisch. et Mey. ex Kar. et Kir., *A. eugeniae* Iljin и др.

Широкое распространение представителей *Chenopodiaceae* в Азербайджане свидетельствует об интенсивном развитии и расширении пустынных площадей с сильно засоленной почвой (такыров, шоров и др.) (Мовсумова, 2001а, б; Мовсумова, Кахраманова, 2001; Мовсумова, Гаджиев, 2001). За последнее десятилетие растительность претерпела значительные изменения под влиянием экологических и антропогенных факторов. 16 видов сем. *Chenopodiaceae* являются эдификаторами сообществ солянковых пустынь Азербайджана (табл. 2).

Эти виды принадлежат к 10 родам. Многие из них — *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., *Salsola ericoides* Bieb., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb., *Halostachys caspica* (Bieb.) C. A. Mey., *Atriplex turcomanica* (Moq.) Boiss. и др. являются представителями солянковых сообществ, господствующих на обширных площадях региона (Мовсумова, Кахраманова, 2001). Основная часть видов-эдификаторов: *Salsola nodulosa*, *S. ericoides*, *S. dendroides*, *S. rigida* S. G. Gmel., *S. cana* C. Koch принадлежит к подсем. *Salsoloideae.*

Виды-эдификаторы из подсемейств *Salicornioideae* и *Suaedoideae* (табл. 2) приурочены в Азербайджане к мокрым и пухлым солончакам, расположенным в понижениях рельефа. Виды-эдификаторы из подсемейств *Salsoloideae* и *Chenopodiaceae* (табл. 2) приурочены преимущественно к плакорным позициям, к зональным почвам пустынь и более или менее засоленным почвам, в основном солонцам и солончакам. На мокрых и пухлых солончаках побережья Каспийского моря, в долинах рек Куры и Аракса, в солянковых пустынях господствуют следующие полукустарники, полукустарнички, кустарники и кустарнички сем. *Chenopodiaceae*: *Halocnemum strobilaceum* (восточно-средиземноморско — ирано-туранский вид), *Kalidium caspicum* (туранский), *Halostachys caspica* (ирано-туранский), *Suaeda dendroides* (прикаспийский), *S. microphylla* (ирано-туранский), *Halimione verrucifera* (ирано-туранский), *Salsola ericoides* (южно-восточно-закавказский), *S. dendroides* (ирано-туранский). Перечисленные ниже виды-эдификаторы с ирано-туранским и туранским типами ареала являются ценозообразователями климаксовых серийных, преимущественно длительно существующих пустынных сообществ на почвах различной засоленности и механического состава, не связанных с грунтовыми водами: *Anaba-*

ТАБЛИЦА 2

Виды сем. *Chenopodiaceae*, являющиеся эдификаторами солянковых пустынь Азербайджана

Подсемейства и роды	Виды-эдификаторы
Подсем. *Chenopodioideae*	
Atriplex L.	*Atriplex turcomanica* (Moq.) Boiss. *A. cana* C. A. Mey.
Halimione Aell.	*Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell.
Camphorosma L.	*Camphorosma lessingii* Litv.
Подсем. *Salicornioideae*	
Kalidium Moq.	*Kalidium caspicum* (L.) Ung-Sternb.
Halostachys C. A.Mey.	*Halostachys caspica* (Bieb.) C. A. Mey.
Halocnemum Bieb.	*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.
Подсем. *Suaedoideae*	
Suaeda Forssk. ex Scop.	*Suaeda dendroides* (C. A. Mey.) Moq. *S. microphylla* Pall.
Подсем. *Salsoloideae*	
Salsola L.	*Salsola nodulosa* (Moq.) Iljin *S. ericoides* Bieb. *S. dendroides* Pall. *S. orientalis* S. G. Gmel.
Aellenia Ulbr.	*Aellenia glauca* (Bieb.) Aell.
Anabasis L.	*Anabasis aphylla* L. *A. salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens

sis aphylla L., *A. salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens, *Atriplex cana*, *A. turcomanica*, *Camphorosma lessingii*, *Aellenia glauca*, *Salsola nodulosa*, *S. cana*, *S. rigida*. *Anabasis salsa* и *Aellenia glauca* впервые были выявлены нами в солянковых пустынях Азербайджана.

В солянковых пустынях Азербайджана, кроме многолетних эдификаторов, произрастает много однолетних видов сем. *Chenopodiaceae*, которые в качестве доминантов входят в состав более или менее устойчивых или длительно существующих серийных сообществ, образующих самостоятельные инициальные сообщества на молодых субстратах, по берегам соленых озер, вокруг водохранилищ и т. п. Большинство из них (17) — это летне-осенние виды, относящиеся к 3 подсемействам, 14 родам (табл. 3). Из однолетних видов *Chenopodiaceae* значительную роль в качестве доминантов солянковых пустынь играют *Salicornia europaea*, *Halanthium rarifolium*, *Gamanthus pilosus*, *Climacoptera crassa* и *Petrosimonia brachiata*. На мокрых солончаках солянковых пустынь Азербайджана, наряду с господством многолетних видов — *Kalidium caspicum*, *Halocnemum strobilaceum* и *Halostachys caspica*, часто присутствует синузия однолетних, длительно вегетирующих галофильных видов — *Suaeda altissima*, *Salicornia europaea*, *Climacoptera crassa*, *Petrosimonia glauca*, *P. brachiata* и др.

Большинство видов *Chenopodiaceae* имеют ирано-туранские ареалы, что свидетельствует о формировании этих таксонов на освободившихся от морских вод Тетиса территориях.

Таким образом, основную часть растительности солянковых пустынь составляют представители сем. *Chenopodiaceae*, продуцирующие большую часть растительной биомассы Мильской, Муганской, Ширванской и Нахичеванской равнин Азербайджана. Виды *Chenopodiaceae*, являясь основными ценозообразователями

ТАБЛИЦА 3

Виды сем. *Chenopodiaceae*,
являющиеся доминантами солянковых пустынь Азербайджана

Подсемейства и роды	Виды-доминанты
Подсем. *Chenopodioideae*	
Ceratocarpus L.	*Ceratocarpus arenarius* L.
Atriplex L.	*Atriplex tatarica* L.
Halimione Aell.	*Halimione pedunculata* (L.) Aell.
Chenopodium L.	*Chenopodium botryoides* Smith
Kochia Roth	*Kochia prostrata* (L.) Schrad.
Bassia All.	*Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze
Подсем. *Salsoloideae*	
Salsola L.	*Salsola soda* L. *S. nitraria* Pall.
Climacoptera Botsch.	*Climacoptera crassa* (Bieb.) Botsch.
Seidlitzia Bunge	*Seidlitzia florida* (Bieb.) Bunge
Girgensohnia Bunge	*Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl
Petrosimonia Bunge	*Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge *P. glauca* (Pall.) Bunge
Halanthium C. Koch	*Halanthium rarifolium* C. Koch
Gamanthus Bunge	*Gamanthus pilosus* (Pall.) Bunge
Подсем. *Suaedoideae*	
Suaeda Forssk. ex Scop.	*Suaeda altissima* (L.) Pall. *Suaeda confusa* Iljin

солянковых пустынь, представляют собой ценное техническое и лекарственное сырье, а также ценный корм для рогатого скота на зимних пастбищах Азербайджана (Мовсумова, 2001а, б).

Благодарности

Автор статьи признателен академику В. Д. Гаджиеву за консультацию в написании статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гаджиев В. Д., Мовсумова Ф. Г., Ибрагимов А. Ш. Новые виды рода *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) для Нахичеванской АССР // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 118—119.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1945. Т. 3. 321 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Ибрагимов А. Ш., Мовсумова Ф. Г. О двух новых для Нахичеванской АССР цветковых растениях // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 766.

Ильин М. М. Новые виды сем. *Chenopodiaceae* из Нахичевани // Бот. Матер. Герб. БИН АН СССР. Л., 1938 (1937). Т. 7. Вып. 10. С. 203—218.

Исаев Я. М. *Chenopodiaceae* Less. (роды *Camphorosma* L., *Panderia* F. et M., *Echinopsilon* Moq., *Kochia* Roth, *Corispermum* L., *Agriophyllum* M. B., *Antochlamys* Fenzl, *Kalidium* Moq., *Halostachys* C. A. Mey., *Halocnemum* M. B., *Salicornia* L., *Suaeda* Forssk., *Bienertia* Bge., *Salsola* L., *Noaea* Moq., *Seidlitzia* Bge., *Girgensohnia* Bge., *Anabasis* L., *Petrosimonia* Bge., *Halanthium* C. Koch, *Gamanthus* Bge.) // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 3. С. 210—260.

Карягин И. И. *Chenopodiaceae* Less. (роды *Polycnemum* L., *Hablitzia* M. B., *Chenopodium* L., *Atriplex* L., *Halimione* Aell., *Eurotia* Adans., *Ceratocarpus* L., *Axyris* L., *Halimocnemis* C. A. Mey., *Halotis* Bge.) // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 3. С. 184—185, 190—209, 257—258.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Chenopodiaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 105—114.

Мовсумова Ф. Г. Новые виды растений *Chenopodiaceae* для флоры Нахичеванской АССР // Докл. АН АзССР. 1988. Т. 46. С. 56—60.

Мовсумова Ф. Г. Полезные растения семейства маревых Азербайджана и их хозяйственное значение // Матер. IV Междунар. симп. о новых и нетрадиционных растениях и перспективах их использования. Москва—Пущино, 2001a. Т. 3. С. 538—540.

Мовсумова Ф. Г. Об изучении солянковых пустынь Азербайджана // «Biologiyanin müasir problemləri» mövzusunda elmi konfransis materiallari. BDU. 2001б. С. 81—82.

Мовсумова Ф. Г., Гаджиев В. Д. Биоэкологические особенности эдификаторов солянковых пустынь Азербайджана // Kimya—biologiya elmləri və təhsilinin aktual problemləri. Respublika elmi konfransinin materiallari. ADPU—80. Baki, 2001. С. 123—126.

Мовсумова Ф. Г., Кахраманова М. Х. Пустынная растительность приморских песков Апшеронского полуострова // Bilgi dərgisi. Kimya, biologiya, tibb seriyasi, Baki, 2001. № 3. С. 46—49.

Мусаев С. Г. Семейство маревых во флоре Азербайджана. М., 1988. 30 с. (Деп. в ВИНИТИ, № 1149—В88).

Тахтаджян А. Л., Мулкиджанян Р. И. Сем. *Chenopodiaceae* — Маревые // Флора Армении. Ереван, 1956. Т. 2. С. 222—393.

Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., 1972. 394 с.

Aellen P. Chenopodiaceae // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967. Vol. 2. P. 294—339.

Gadjiev V. D., Movsumova F. G. Taxonomic revision of *Chenopodiaceae* family of Azerbaijan // VI Blant life of Southwest ASIA Symposium. Van—Turkey, 2002. P. 69.

Jalili L., Jamzad Z. Chenopodiaceae // Red Data Book of Iran. Tehran, Iran, 1999. P. 86—93.

SUMMARY

Floristic and bioecological investigations on biodiversity of the *Chenopodiaceae* family were carried out the in desert communities of Azerbaijan (1984—2001). 3 taxa were newly found: *Atriplex patens* (Litv.) Iljin, *Petrosimonia glauca* (Pall.) Bunge, *Chenopodium strictum* Roth. 30 new localities, rare species and new coenose-forming species were revealed. The main desert communities were found to be formed by different species-edificators from *Chenopodiaceae.*

УДК 581.3

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© Л. Ф. Яндовка

ЦИТОМИКСИС В ПРОЦЕССЕ МЕЙОЗА ПРИ МИКРОСПОРОГЕНЕЗЕ У *CERASUS VULGARIS* (*ROSACEAE*) В СВЯЗИ С ВОДНЫМ РЕЖИМОМ

L. F. YANDOVKA. CYTOMIXIS IN MEIOSIS DURING MICROSPOROGENESIS IN *CERASUS VULGARIS* (*ROSACEAE*) AS RELATED TO WATER REGIME

Тамбовский государственный университет им. Державина

Поступила 07.10.2003

Изучено явление цитомиксиса в процессе микроспорогенеза у *Cerasus vulgaris*. Установлено, что цитомиксис происходит преимущественно в профазе и метафазе первого деления мейоза. Частота клеток с цитомиксисом не зависит от водного режима растений.

Ключевые слова: водный стресс, микроспорогенез, цитомиксис, *Cerasus vulgaris*.

Перемещение части цитоплазмы с ядром или частью ядра из одной клетки в другую известно у многих видов и родов растений. Впервые это явление было обнаружено в репродуктивных органах голосеменных растений (Арнольди, 1900). Затем оно было описано у *Crocus vernus* (Kornice, 1901) и получило название «цитомиксис» (Gates, 1911). Определение этого термина в литературе неоднозначное: «слияние хроматина из двух клеток ткани» (Gates, 1911); «переход бесструктурной хроматиновой капли из одной клетки в другую» (Kihara, Lilienfeld, 1934); «обмен клеток цитоплазмой с клеточными органеллами, передвижение из клетки в клетку цитоплазмы с целыми интерфазными ядрами или их частями..., миграция цитоплазмы с хроматином ядра в любой стадии спирализации хромосом, слияние протопластов двух соседних спорогенных клеток, миграция между микроспороцитами некоторой части цитоплазмы с отдельными хромосомами, фрагментами хромосом или хромосомными ассоциациями» (Романов, Орлова, 1971). Некоторые авторы отмечают явление цитомиксиса лишь в лептонеме и пахинеме профазы I деления мейоза. Однако многие явления экструзии хроматина наблюдали почти на всех стадиях мейоза.

Идентифицируется мигрировавший хроматин по следующим признакам: он всегда находится в цитоплазме клетки-реципиента и никогда не включается в ее ядро; всегда остается в той фазе спирализации, в которой мигрировал. Мигрировавший хроматин может иметь вид гомогенных капель различной величины и плотности. Он может быть представлен бивалентами, унивалентами или фрагментами хромосом (Орлова, 1994). Обязательная предпосылка миграции хроматина — нарушение целостности клеточных стенок с образованием цитомиктических каналов.

С точки зрения цитогенетических последствий, наиболее интересен цитомиксис в спорогенных клетках. Экструзия хроматина — нарушение нормального процесса микроспорогенеза. Миграция хромосом из микроспороцитов в межклеточное пространство вызывает стерилизацию спорогенных клеток. Наиболее часто цитомиксис встречается у растений генетически несбалансированных, в первую очередь — гибридов. Несмотря на имеющиеся в литературе работы по цитомиксису, остается открытым вопрос о значении и природе факторов, индуцирующих его появление. Некоторые авторы считают, что цитомиксис может быть индуцирован при повреждении археспориальной клетки (Tarcowska, 1973) или под влиянием экстремальных погодных условий (Медведева, Базавлук, 1951). Возможно, имеются и другие факторы, вызывающие перемещение хроматина из одной клетки в другую. Мы попытались решить данную проблему, изучая особенности цитомиксиса в период микроспорогенеза под действием водного стресса.

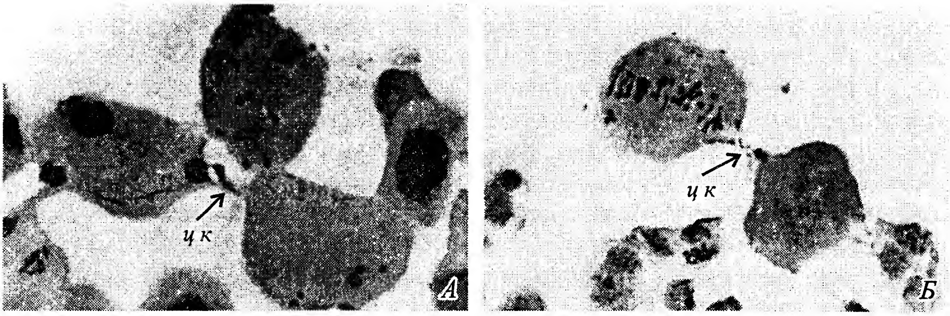
Материал и методика

Объектами исследований были растения вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris* Mill.): широко известные в Центрально-Черноземной зоне России сорта Владимирская, Любская, Жуковская, а также вишневые, вишне-черешневые и вишне-черемуховые гибриды (Интенсивная, Чародейка, Харитоновская) селекции Всероссийского НИИ генетики и селекции плодовых растений им. И. В. Мичурина. Исследуемые растения произрастали в трех вариантах водообеспечения: 1) контроль — влажность почвы (в метровом слое) 70—75 % от полной полевой влагоемкости (ППВ); 2) почвенная засуха — 30—45 % ППВ; 3) полив — более 85—90 % ППВ.

Исследования мейоза проводились на давленых препаратах (Топильская и др., 1975).

Результаты и обсуждение

Цитологический анализ процессов во время микроспорогенеза у вишни обыкновенной показал, что в большинстве случаев процесс цитомиксиса происходит



Цитомиксис на различных стадиях мейоза при микроспорогенезе у *Cerasus vulgaris*. *А* — профаза I (сорт Жуковская, почвенная засуха); *Б* — метафаза I (сорт Чародейка, полив). *ц к* — цитомиктический канал. Увеличение ×600.

в профазе первого деления. Примечательно, что у сложившихся многими годами генотипов (сорта Владимирская, Любская, Жуковская) явление цитомиксиса на разных стадиях мейоза наблюдается крайне редко и присуще главным образом гибридным формам. Экструзию хроматина у гибридов мы наблюдали не только в профазе I (см. рисунок, *А*), но и на других последующих стадиях мейоза: в метафазе I (M I) (см. рисунок, *Б*), в очень малых количествах — в анафазе I и II, телофазе I и II, метафазе II.

Судьба дополнительного хроматина, попавшего в микроспороцит путем цитомиксиса в профазе, может быть различной: либо он образует плотное тельце, которое может сохраняться до стадии тетрад, либо по мере хода мейоза наблюдается его лизис. В M I и последующих стадиях дополнительный хроматин, скорее всего, дробится на части, которые к концу мейоза лизируют. В некоторых случаях дополнительный хроматин, не разрушившийся к стадии тетрад, приводит к образованию цитомиктических полиад. Однако наблюдения показывают, что количество клеток с последствиями цитомиксиса снижается к стадии образования тетрад. Эти клетки, вероятно, погибают. Если дополнительный хроматин, проникший в клетку-реципиент, к концу мейоза лизирует, клетка, сохранившая основной набор хромосом, скорее всего, остается жизнеспособной. К сожалению, эти клетки нельзя учесть. Они морфологически не отличаются от нормальных. Невозможно проследить и судьбу клеток-доноров, которые потеряли часть хроматинового материала благодаря его переходу в другие клетки.

Установлено, что между числом тетрад микроспор с нарушениями и клеток с цитомиксисом на начальных стадиях мейоза не наблюдается строгой зависимости (см. таблицу). Как видим, у многих сортов вишни обыкновенной цитомиксис на начальных стадиях мейоза вообще не наблюдался, а в тетрадах микроспор отмечен большой процент нарушений. Так, в профазе I цитомиксис встречается крайне редко (лишь у некоторых сортов он составляют десятые доли процента), клетки с нарушениями на стадии тетрад микроспор составляют до 28 % у «старых» сортов и до 60 % у гибридов.

Проведенный анализ частоты встречаемости экструзии хроматина у растений с разных фонов водообеспечения показал, что цитомиксис — варьирующий признак. Установлено, что его появление не зависит от водного режима растений (см. таблицу) — клетки с цитомиксисом имеются и у контрольных, и у опытных растений.

Следовательно, остается открытым вопрос о природе факторов, индуцирующих цитомиксис в процессе микроспорогенеза. Его выяснение может стать предметом дальнейших исследований.

Число микроспороцитов с цитомиксисом в профазе I
и аномальных тетрад микроспор у *Cerasus vulgaris* в связи с разным водообеспечением

Сорта	Водный режим	Число микроспороцитов с цитомиксисом во время профазы I (в %)			Тетрады микроспор с нарушениями, %		
		Годы			Годы		
		1997	1998	1999	1997	1998	1999
Владимирская	К	0	0	0	25.0 ± 2.0	23.0 ± 1.6	27.9 ± 1.8
	П	0	0	0	20.9 ± 1.8	26.9 ± 1.7	32.0 ± 1.7
	ПЗ	0	0	0	32.3 ± 1.7	31.9 ± 1.8	36.0 ± 1.8
Жуковская	К	0	0	0	13.0 ± 1.4	10.9 ± 1.2	10.9 ± 1.2
	П	0	0	0.13 ± 0.1	25.9 ± 2.0	20.0 ± 1.6	10.9 ± 1.2
	ПЗ	0.31 ± 0.2	0	0	26.5 ± 2.0	28.0 ± 1.7	29.9 ± 1.7
Любская	К	0	0	0	14.1 ± 1.4	11.9 ± 1.3	13.0 ± 1.3
	П	0.29 ± 0.2	0	0	22.0 ± 1.8	23.9 ± 1.6	23.9 ± 1.6
	ПЗ	0	0.28 ± 0.2	0	31.1 ± 1.9	25.9 ± 1.8	24.9 ± 1.7
Харитоновская	К	0.83 ± 0.4	0	0.45 ± 0.3	51.0 ± 1.9	59.9 ± 1.9	50.0 ± 1.9
	П	0	0.70 ± 0.3	0	53.8 ± 1.9	51.7 ± 1.9	55.0 ± 1.9
	ПЗ	0	0	0.16 ± 0.2	53.0 ± 1.9	54.9 ± 1.8	55.4 ± 1.9
Чародейка	К	0.63 ± 0.3	0	0	51.9 ± 1.8	48.0 ± 2.0	51.4 ± 1.9
	П	0	0.56 ± 0.3	0	59.1 ± 1.9	58.0 ± 1.8	58.0 ± 1.8
	ПЗ	0.85 ± 0.3	0.13 ± 0.1	0.57 ± 0.3	54.8 ± 1.9	59.0 ± 1.9	57.9 ± 1.8
Интенсивная	К	0.61 ± 0.3	0	0	38.1 ± 1.9	42.9 ± 1.9	42.0 ± 2.0
	П	1.04 ± 0.4	0.56 ± 0.3	0.55 ± 0.3	59.9 ± 1.8	53.6 ± 2.0	58.9 ± 1.8
	ПЗ	0.16 ± 0.2	0	0	54.8 ± 1.9	55.0 ± 2.0	60.0 ± 1.8

Примечание. К — контроль; П — полив; ПЗ — почвенная засуха.

Заключение

Процесс цитомиксиса у растений *Cerasus vulgaris* происходит преимущественно в профазе и метафазе первого деления мейоза. На всех последующих стадиях в основном происходит постепенный лизис дополнительного хроматина, проникшего из клетки-донора в клетку-реципиент. Иногда из дополнительного хроматина возникают цитомиктические полиады.

Частота клеток с цитомиксисом не зависит от водного режима *C. vulgaris*: у контрольных и опытных растений не выявлено существенных различий по числу клеток с цитомиксисом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди В. М. Очерк явлений истории индивидуального развития у некоторых представителей *Sequoiaceae* // Уч. зап. Моск. ун-та. Отд. ест.-ист. 1900. Вып. 15.

Медведева Г., *Базавлук В.* К вопросу о стерильности ветвистой пшеницы // Докл. АН СССР. 1951. Т. 77. № 6. С. 1099—1102.

Орлова И. Н. Цитомиксис // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 1994. Т. 1. С. 115—117.

Романов И. Д., *Орлова И. Н.* Цитомиксис и его последствия в микроспороцитах *Triticale* // Генетика. 1971. Т. 7. Вып. 3. № 12. С. 5—13.

Топильская Л. А., *Лучникова С. В.*, *Чувашина Н. П.* Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на ацето-гематоксилиновых давленых препаратах // Бюл. науч. инф. ЦГЛ им. И. В. Мичурина. Мичуринск, 1975. Вып. 22. С. 58—61.

Gates R. R. Pollen formation in *Oenothera gigas* // Ann. Bot. 1911. Vol. 25. P. 909—940.

Kihara H., Lilienfeld F. Kemeinwanderung und Bilding syndiploider Pollenmut-terzellen bei dem F_1 Bastard *Triticum aegilopoides* × *Aegilops squarrosa* // Japan J. Genet. 1934. Vol. 10. N 1. P. 1—28.

Kornice M. Über Ortsveranderung von Zellkernen // S.-B. Niederrhein. Gesundh. Natur und Heilk. Bonn. 1901. S. 14.

Tarcowska J. The nature of cytomixis // Caryologia. 1973. Vol. 25. Suppl. P. 151—157.

SUMMARY

Cytomixis in the process of meiosis during microsporogenesis in *Cerasus vulgaris* was studied. The cytomixis is found to take place mainly in prophase and metaphase of the first meiotic division. The frequency of cells with cytomixis does not depend on conditions of water supply.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.272.46

© Л. П. Перестенко

О ТИПИФИКАЦИИ РОДА *HALOSACCION* И СТАТУСЕ РОДА *DEVALERAEA* (*PALMARIALES*, *RHODOPHYTA*)

L. P. PERESTENKO. ON THE TYPIFICATION OF THE GENUS *HALOSACCION* AND THE STATUS OF THE GENUS *DEVALERAEA* (*PALMARIALES*, *RHODOPHYTA*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 25.11.2003

Показано, что *Halosaccion firmum* (P. et R.) Kütz. ошибочно указан типом рода *Halosaccion* Kütz. и что типом рода является *H. hydrophorum* (P. et R.) Kütz. В результате изучения двух родов сделан вывод о необоснованности выделения части видов *Halosaccion* в род *Devaleraea* Guiry на основании нечетких анатомических различий.

Ключевые слова: *Rhodophyta*, *Halosaccion*, *Devaleraea*, типификация, дальневосточные моря.

В монографии по родимениевым с о-ва Хоккайдо монограф группы I. Lee (1978) в числе ее представителей рассматривает *Halosaccion firmum* (P. et R.) Kütz., обсуждает номенклатуру и дает подробное, хорошо иллюстрированное описание вида с фенологическими наблюдениями. Материал, по которому дано описание, был собран у берегов Hidaka, Tokachi и Nemuro Districts. Позднее M. Guiry (1982) описал новый род *Devaleraea* в сем. *Palmariaceae* Guiry с типовым видом *Devaleraea* (= *Halosaccion*) *ramentaceum* (L.) Guiry. Новый род отличается от *Halosaccion* строением коры и сердцевины. Виды *Devaleraea* характеризуются относительно мелкоклеточной 1—2-слойной корой, 2—3-слойной сердцевиной из крупных клеток с протопластами, прилегающими к клеточным стенкам, и хорошо выраженной границей между корой и сердцевиной; клетки коры с поверхности многоугольные. По анатомическому строению они близки видам *Palmaria* Stackh. К новому роду были отнесены *H. yendoi* I. K. Lee, *H. arcticum* A. Zin. (Guiry, 1982), *H. microsporum* Rupr. и *H. compressum* Rupr. (Клочкова, Селиванова, 1989). В составе рода *Halosaccion* были оставлены *H. glandiforme* (Gmel.) Rupr., *H. minjaii* I. K. Lee и *H. americanum* I. K. Lee — виды с более крупноклеточной и многослойной корой, более мелкими клетками сердцевины, имеющими звездчатый протопласт, и более плавным переходом от коры к сердцевине. Лектотипом рода *Halosaccion* был назван *H. firmum* (P. et R.) Kütz. (Guiry, 1982).

В гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН хранится конверт с образцами, собранными Мертенсом в экспедиции Ф. Литке (1826—1829 гг.) в бухте Авачинской. Рукой Рупрехта написано «Dumontia firma P. et R.» и внизу на этикетке приписано «saxis et mytillis». Образцы представляют собой линейно-ланцетовидные слоевища с узкоклиновидным основанием и округлой верхушкой. Из числа этих образцов 3 августа 1979 г. I. Lee выделил лектотип с тетраспорангиями. Изучение лектотипа *H. firmum* показало, что он имеет анатомическое строение, типичное для *Devaleraea*: 2—3-слойную сердцевину из клеток с прилегающим к клеточным оболочкам протопластом и 2—3-слойную кору с резким переходом от коры к сердцевине. Спорангии в начале развития, неподеленные. В местах их расположения делением коровых клеток образуются 3—4-клеточные нити, формирующие подобие нематеция. На поперечном срезе слоевища клетки сердцевины 75—80 мкм выс. и 100—180 мкм шир. Клетки внутренней коры 5—10 мкм выс., 7.5—10 мкм шир., сливающиеся. Клетки наружной коры 10—12.5 мкм выс., 5—7.5 мкм шир. Так как клетки коры изменяются с развитием спорангиев, сравнивать их форму с поверхности с другими видами, как это делает M. Guiry (1982), представляется не вполне корректным. Вид обитает в лужах литоральной зоны (однажды найден в сублиторали на глубине 4 м) у островов Сахалин (мыс Беллинсгаузена), Курильских, Командорских, в Беринговом море в заливах Олюторском, Корфа, Лаврентия, в заливе Принс Вильям на Аляске (Перестенко, 1994). Спорангии развиваются в нематециях Изучение лектотипа *H. firmum* позволяет утверждать, что вид, описанный и изображенный I. Lee (1978) под названием *H. firmum*, имеет типичное строение *H. hydrophorum* (P. et R.) Kütz. (= *H. glandiforme*) и что его выбор M. Guiry (1982 : 7) в качестве типового вида *Halosaccion* Kütz. неудачен, так как основан не на типовом образце, а на описании, данном I. Lee по материалу, собранному на о-ве Хоккайдо (Перестенко, 1994). Таким образом, если признать *H. firmum* лектотипом рода *Halosaccion*, род *Devaleraea* становится синонимом рода *Halosaccion*.

Но имеет ли M. Guiry основание назвать *H. firmum* типовым видом рода *Halosaccion*? Он утверждает: «As Schmitz (1889, p. 455) erroneously equated *Halosaccion hydrophorum* sensu Kützing with *Halosaccion ramentaceum* it is probably best to propose that his lectotypification be rejected (see Art. 8 and Rec. 7B 1 of the ICBN, Stafleu et al. 1978) and to select *Halosaccion firmum* (Postels et Ruprecht) Kützing as the type species». (Guiry, 1982 : 12). У F. Schmitz на стр. 455 в разделе *Genera incertae sedis* написано: «*Halosaccion* Kützing 1843. *H. Hydrophora* (Postels et Ruprecht) Kützing (*H. ramentaceum* (Linne) J. Agardh)». Из текста следует, что автор сделал наоборот: *H. ramentaceum* приравнял к *H. hydrophora*, т. е. указал *H. ramentaceum* как синоним *H. hydrophora*. В более поздней работе F. Schmitz в соавторстве с P. Hauptfleisch (1897) на стр. 405 после описания рода *Halosaccion* пишет: «Etwa 6—10 Arten der nordlichen Kalteren meere. Die typische Species, *H. hydrophora* Kützing (*Dumontia Hydrophora* Postels et Ruprecht) im nordlichen stillen Ocean. *H. ramentaceum* (Linne) J. Agardh im norden des stillen und atlantischen Oceans». Из приведенного текста следует, что авторы не приравнивали *H. hydrophorum* к виду *H. ramentaceum*. Они назвали еще один вид этого рода, как и в некоторых других случаях (например, при описании родов *Shampia* Desvaux и *Lomentaria* Lyngbye). F. Ruprecht (1850) поместил *D. hydrophora* (включая *Fucus saccatus sensu* Turner) в синонимы *Ulva glandiformis* Gmelin, сделав комбинацию *H. glandiforme* (Gmelin) Ruprecht. Следовательно, второе название стало названием типового вида *Halosaccion*. Поскольку тип вида *H. glandiforme* (*U. glandiformis* Gmelin) был утерян после 1917 г. (как и весь гербарий Гмелина, устное сообщ. А. Д. Зиновой), нет оснований сохранять эпитет *glandiformis* при наличии образца *H. hydrophorum*, на изображение которого ссылаются Постельс и Рупрехт в описании *D. hydrophora* и который поэтому может быть назван типовым. Тип вида *H. hydrophorum* (P. et R.) Kütz. собран Тилезиусом у берегов Камчатки в экспедиции Крузенштерна в 1804—1805 гг. Хранится в гербарии Ботанического института РАН, С.-Петербург (Перестенко, 1994). Итак, типовым видом *Halosaccion*, согласно F. Schmitz (1889), является *H. hydrophorum* (Postels et Ruprecht) Kützing. В этом случае сохраняется род *Devaleraea* с типовым видом *H. ramentaceum* (Linnaeus) J. Agardh.

Halosaccion Kützing, 1843 : 439.

Lectotypus generis: *Halosaccion hydrophorum* (Postels et Ruprecht) Kützing, 1843 : 439 (как *H. hydrophora*).

Basionym: *Dumontia hydrophora* Postels et Ruprecht, 1840 : 19, tab. 35, fig. C.

Locus typicus: Kamtschatka, Russia, 1804—1805, Tilesius legit.

Изучение видов *Halosaccion—Devaleraea* в дальневосточных морях России вызывает сомнение в правомочности разделения видов *Halosaccion* на два рода.

У типового образца *H. hydrophorum*, *Dumontia hydrophora* Postels et Ruprecht, изображенного в книге Turner (1819), клетки сердцевины 56 × 84—112 мкм, с толстыми слоистыми оболочками 5.5—20 мкм толщ. и типично звездчатым протопластом. Сердцевина из 5 слоев клеток. Коровые нити из 2—3 клеток. Клетки коры 5.6 × 16.8 мкм. В целом у образцов *H. hydrophorum* из разных частей ареала по всей толщине сердцевины клетки преимущественно со звездчатым протопластом, имеющим выросты, которыми он соединяется с протопластами соседних клеток. Клеточные оболочки толстые. Клетки с поверхности мелкие, округлые. Сердцевина 3—6(7)-слойная, постепенно переходит в 1—5-слойную кору из клеток 5.6—7 × 11.2—16.8 мкм. Клетки сердцевины 14—70 × 17—112 мкм. Тетраспорангии рассеяны в коровом слое. Вместе с тем в анатомии вида обнаруживаются черты, свойственные видам *Devaleraea*. Нередко в клетках, выстилающих полость слоевища, а в пленчатых слоевищах по всей сердцевине, протопласт не имеет лучей и прилегает к стенкам клетки — протопласт не звездчатый или протопласт с короткими лучами. Такие клетки крупнее, до 95—110 × 120—140 мкм, они образуют 2—3 слоя. Кора при этом 1—2-слойная. «Звездчатость» может быть выражена в разной степени,·за счет разной длины «лучей» протопласта. Как правило, к поверхности слоевища она выражена лучше: если протопласт внутренних клеток сердцевины имеет короткие лучи и оболочки клеток умеренно тонкие, то к поверхности слоевища оболочки становятся толще и звездчатость протопласта становится отчетливее. На границе коры и сердцевины и во внутренней коре клетки могут сливаться, и тогда протопласт приобретает лопастную форму. В клетках пузыревидных слоевищ с кожистой нижней половиной и пленчатой верхушкой протопласт может быть соответственно звездчатым и незвездчатым. Например, в образцах из залива Мильна (о-в Симушир), собранных О. Г. Кусакиным 12 августа 1957 г., в пленчатой части слоевища клетки, выстилающие полость слоевища, крупные, с незвездчатым протопластом. К поверхности слоевища клетки становятся мельче, в протопласте появляются короткие лучи. Клетки наружной сердцевины с лопастным протопластом (результат слияния клеток). В кожистой нижней части пузыря протопласт типично звездчатый. Почти одновременно в бухте Спасения 24 августа и в заливе Мильна 23 августа были собраны пленчатые экземпляры, клетки которых имели звездчатый протопласт.

Указанные особенности в анатомии наблюдались по всему ареалу *H. hydrophorum*: от Японского до Берингова моря. В сезонных сборах О. Г. Кусакина за 1955 г. с о-ва Шикотан (бухта Крабовая) в январе—марте были представлены некрупные кожистые и пленчатые экземпляры, пленчатые — с незвездчатым и звездчатым протопластами в клетках сердцевины, кожистые — со звездчатыми протопластами. В апреле—мае были собраны крупные пленчатые образцы до 8—10 см дл. и 3.5 см шир. и некрупные кожистые образцы. И те и другие — со звездчатыми и незвездчатыми протопластами. Характерно, что к весне форма пузырей менялась — часть их сохраняла овальную форму и овальное основание, а часть приобретала длинноцилиндрическую форму с узкоклиновидным основанием. В июле—августе и первой половине сентября на о-ве Итуруп (Курильские острова) были собраны некрупные, преимущественно кожистые с преимущественно звездчатыми протопластами образцы, реже — пленчатые, со звездчатыми и незвездчатыми протопластами. В кожистых пузырях с пленчатыми верхушками протопласты были повсюду звездчатыми или на верхушке незвездчатыми. Молодые мелкие пленчатые пузыри имели незвездчатые протопласты. У январских тонкопленчатых образцов из бухты Преображения (Японское море) стенка слоевища состоит из 2—3 слоев клеток сердцевины с незвездчатым протопластом и слоя не сливающихся коровых клеток. Клетки наружного слоя сердцевины сливаются, и поэтому во многих клетках протопласт лопастной. В слоевищах, собранных там же в марте, стенка утолщена, в клетках 4-слойной сердцевины типично звездчатый протопласт; при этом полость выстлана слоем крупных клеток с незвездчатым протопластом. Коровой слой с тетраспорангиями. Следует отметить, что в отличие от M. Guiry мы различаем звездчатый протопласт и лопастной, так как полагаем, что лучи звездчатого протопласта образуются в результате утолщения оболочки или иных причин, кроме слияния клеток, а лопастной протопласт образуется только в результате слияния клеток. M. Guiry (1982) на рис. 4 F, иллюстрирующем *H. americanum* I. K. Lee, изобразил лопастные протопласты (цитопласты), называя их звездчатыми и ошибочно хлоропластами (что, несомненно, опечатка). На рис. 2 А изображены типично звездчатые протопласты.

Для выявления зависимости тех или иных анатомических особенностей *H. hydrophorum* от возраста, экологии и других факторов изученного материала явно недостаточно: необходимо изучить не только сезонную и экологическую изменчивость, но и возрастной состав популяций. Однако зависимость анатомического строения от возраста определенно существует, особенно на ранних стадиях развития слоевища.

Общеизвестно, что водоросли могут размножаться на разных стадиях онтогенеза и в том раннем возрасте, когда морфогенетические потенции вида полностью еще не реализовались, т. е. они могут развиваться неотенически. Это может происходить при сезонном понижении температуры и при расселении видов в бореальной зоне с юга на север и с севера на юг, т. е. проявляться как в сезонной (во времени), так и географической изменчивости (в пространстве). Эта изменчивость проявляется в поколениях и в популяциях, поэтому разные поколения одного и того же вида могут иметь морфологические различия. Упрощение морфологии в результате неотении лежит в основе такой формы эволюции, как педоморфоз, проявляющийся в упрощении морфологии молодых родов (Перестенко, 1998).

Halosaccion с неразветвленным мешковидным слоевищем, распространенный у берегов Хоккайдо, начиная с работы K. Yendo (1909), определялся как *H. saccatum* (Lepechin) Kützing. Затем образцы с более грубым слоевищем, толстостенными клетками сердцевины, протопласт которых имеет звездчатую форму, были отнесены к *H. glandiforme* (Gmelin) Ruprecht, а образцы с тонкопленчатым мягким слоевищем и незвездчатыми протопластами выделены в новый вид *H. yendoi* I. K. Lee (Lee, 1978), переведенным затем в род *Devaleraea* (Guiry, 1982). По данным I. Lee, этот вид распространен у берегов о-ва Хоккайдо, исключая япономорское и тихоокеанское побережье от Мурорана до Хакодате, а также растет у островов Кунашир, Итуруп и Шикотан и о-ва Тюлений у Сахалина (Lee, 1978). Позднее ареал вида был расширен, и в его пределы вошли материковое побережье Японского моря от Совгавани до залива Петра Великого, залив Терпения на Сахалине, о-ва Зеленый и Монерон, юго-западное побережье Сахалина (Клочкова, Селиванова, 1989;

Перестенко, 1994). По нашим данным (Перестенко, 1994), ареалы *H. hydrophorum* (= *H. glandiforme*) и *H. yendoi* перекрываются только на Курильских островах. На остальном пространстве это аллопатрические виды. Н. Г. Клочкова и О. Н. Селиванова сделали вывод, что в Японском море растет только *H. yendoi*, а *H. glandiforme* указывался там ошибочно (Клочкова, Селиванова, 1989).

Изучение возрастной и сезонной морфологической изменчивости *H. hydrophorum* наводит на мысль, что *H. yendoi* есть не что иное, как форма *H. hydrophorum*, возникшая в результате неотенического формообразования, педоморфоза, на южной окраине его ареала. Является ли *H. yendoi* самостоятельным видом или географической расой — проблема отдельная, не связанная с проблемой определения его родовой принадлежности. В настоящее время полагаем, что отнесение этого вида к роду *Devaleraea* является формальным.

К роду *Devaleraea* были также отнесены *H. microsporum* Rupr. и *H. compressum* Rupr. (Клочкова, Селиванова, 1989) на том основании, что «все признаки вегетативной анатомии *H. microsporum* и *H. compressum* соответствуют описанию *Devaleraea*, и, следовательно, они должны относиться к этому роду» (Клочкова, Селиванова, 1989 : 954).

H. microsporum был описан Рупрехтом по сборам из Охотского моря (Нихта, Аян, Агра Ларга) и Авачинского залива (Камчатка). Изображения образцов этого вида даны в таблице 15 (Ruprecht, 1850). Из материала, с которым работал Рупрехт и который относится к одному и тому же виду, в таблице изображены экземпляры из бухты Мамги (Тугурский залив), обозначенные буквой *f*, и два экземпляра из бухты Аян, обозначенные буквами *e*, *i*. Из них в качестве лектотипа избран экземпляр из бухты Мамги. Этот вид определялся в дальневосточных морях как *H. ramentaceum* и *H. firmum*. В анатомическом строении этого вида прослеживаются анатомические признаки и *Halosaccion*, и *Devaleraea*. В клетках сердцевины протопласт незвездчатый и без выростов, однако в клетках наружной сердцевины он может быть в результате слияния клеток лопастным. В типовом образце клетки коры с поверхности полигональные, 14—17 мкм в поперечнике, на срезе 4.2—7 × × 5.6—9.8 мкм; при образовании спорангиев они вытягиваются и делятся. Спорангии 19—28 × 25—28 мкм. С утолщением оболочек в подкоровых клетках появляется «звездчатость». Клетки сердцевины 70—98 × 70—116 мкм. Клеточные оболочки 5.6—8.4 мкм толщ. Сердцевина из 6 слоев клеток.

H. compressum описан Рупрехтом по сборам Rieder с Камчатки (Ruprecht, 1850). Он отличается от *H. microsporum* неразветвленным и, как правило, не пролиферирующим плоским слоевищем с центральной полостью или без полости. Сердцевина 2—3-слойная, из клеток до 140—170 мкм в поперечнике. Клетки уменьшаются к поверхности слоевища. Подкоровые клетки 28—56 мкм в поперечнике. Кора 3—4-слойная. Клетки коры 8.4—9.8 × 8.4—16 мкм, сливаются. Протопласт в клетках сердцевины, как правило, незвездчатый, однако, как и у других видов рода, в наружной сердцевине он может быть звездчатым и лопастным. В типовом образце протопласт в клетках наружной сердцевины с отростками (звездчатый). Тетраспорангии у *H. compressum* развиваются в коровом слое, состоящем из коровых нитей.

Из вышеизложенного следует вывод о том, что анатомических различий недостаточно для четкого разграничения родов *Halosaccion* и *Devaleraea*. Если их дополнить морфологическими различиями, а именно: род *Devaleraea* ограничить видами с трубчатым слоевищем, а род *Halosaccion* — видами с мешковидным, пузырчатым слоевищем, то *D. yendoi* с мешковидным слоевищем *Halosaccion*, но морфологией рода *Devaleraea* не может быть отнесен ни к одному из них. Это еще больше затрудняет их разделение.

Вследствие всего сказанного дальневосточные виды с рассмотренной морфологией оставлены в роде *Halosaccion* (Перестенко, 1994).

Описывая род *Devaleraea*, M. Guiry отметил его большое сходство с родом *Palmaria*. Наши исследования и данные S. Lindstrom et al. (1996) подтверждают это заключение. Род *Halosaccion* отличается от рода *Palmaria* образованием в слоевище полости. Но четкого разделения родов по этому признаку провести нельзя. В Тихом океане у берегов Азии обитают 3 вида *Palmaria* и 3 вида *Halosaccion*.[1] Виды *Palmaria* близки между собой. *P. marginicrassa* отличается от *P. stenogona* утолщенным краем, кожистой консистенцией, формой пластины. Оба вида различаются также экологически: на Курильских и Командорских островах они растут в литоральной зоне на разной высоте. По ареалу степень сходства между ними меняется. На Курилах они различаются довольно плохо, особенно формой пластины; на Командорах различия становятся более очевидными — оба вида можно легко различить по анатомии, консистенции и форме пластины. *P. marginicrassa* близок также к *H. firmum*. Их сходство устанавливается не только по форме и консистенции, но и анатомии слоевища — по его краю у обоих видов наблюдается характерное утолщение коры, а в пластине — развитая наружная сердцевина, которая у *Halosaccion* окружает полость, у *Palmaria* — центральный слой из крупных клеток. Сходство *H. firmum* с *P. marginicrassa* уменьшается с юга на север: у берегов Камчатки он представлен характерной узкой пролиферирующей формой, которой у *Palmaria* нет, а на Курилах его широкое, часто пролиферирующее слоевище при слабо выраженной полости имеет удивительное сходство с *P. marginicrassa*. В свою очередь, *P. stenogona* при образовании полости в слоевище может быть принята за *Halosaccion*: так был описан на Командорских островах *H. tilesii* Kjellm.

Итак, виды *Palmaria* при образовании полости в слоевище могут быть приняты за виды *Halosaccion*, а виды *Halosaccion*, если полость у них невелика, почти неотличимы от видов *Palmaria*. Однако роды эти существуют: наиболее отчетливо различия между ними выражены у *H. ramentaceum* и *P. palmata* из Атлантики (Перестенко, 1988 : 163, 1994). «Современное состояние видов *Palmaria* и *Halosaccion* свидетельствует о том, что в ближайшем прошлом они были в состоянии дифференциации и освоения среды, а занимаемое ими одно из ведущих мест в растительности есть свидетельство больших потенций этой группы» (Перестенко, 1994 : 223). *Palmaria* и *Halosaccion* принадлежат к типичным тихоокеанским родам. «...В умеренноводных условиях расселялась *Dumontia contorta*. В более суровых условиях Арктического бассейна шло выселение родов *Neodilsea*, *Palmaria*, *Halosaccion*, *Phycodrys*. ...Миграции были разносторонними и разновременными. Те, которые нашли отражение в современной флоре, по-видимому, преимущественно плейстоценовые. Более отдаленные миграции, возможно, плиоценовые» (Перестенко, 1994 : 230). О недавнем происхождении представителей сем. *Palmariaceae* также говорят S. Lindstrom et al. (1996). Авторы делают вывод, что *Palmariaceae* возникли в Тихом океане в течение позднего миоцена — в плиоцене.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Клочкова Н. Г., Селиванова О. Н. Виды *Halosaccion* и *Devaleraea* (*Palmariales*, *Rhodophyta*) в дальневосточных морях СССР // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 7. С. 953—958.

Перестенко Л. П. Красные водоросли (*Rhodophyta*) северо-западной части Тихого океана: Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1988. 397 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

---

[1] Позднее (Перестенко, 1994) добавлены 2 вида: *H. minjaii* I. K. Lee и *H. yendoi* I. K. Lee.

Перестенко Л. П. О происхождении и эволюции ламинариевых водорослей (*Laminariales, Phaeophyta*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 1—11.

Guiry M. D. Devaleraea, a new genus of the *Palmariaceae* (*Rhodophyta*) in the North Atlantic and North Pacific // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1982. Vol. 62. P. 1—13.

Lee I. K. Studies on *Rhodymeniales* from Hokkaido // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. V. 1978. Vol. 11. N 1. P. 1—194.

Lindstrom S. C., Olsen J. L., Stam W. T. Recent radiation of the *Palmariaceae* (*Rhodophyta*) // J. Phycol. 1996. Vol. 32. P. 457—468.

Postels A., Ruprecht F. Illustrationes Algarum. Petropoli, 1840. 22 p.

Ruprecht F. J. Algae Ochotenses. St. Petersburg, 1850. 243 S.

Schmitz F. Systematische Ubersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen // Flora. 1889. Bd 72. H 5. S. 435—456.

Schmitz F., Hauptfleisch P. Rhodophyceae: *Sphaerococcaceae*, *Rhodymeniaceae*, *Delesseriaceae*, *Bonnemaisoniaceae* / Die naturlichen Pflanzenfamilien. 1(2) / Ed by A. Engler, K. Prantl. Leipzig, 1897. P. 385—420.

Stafleu F. A. et al. *Eds.* International Code of botanical nomenclature. Utrecht, 1978. 457 p.

Turner D. Fuci. London, 1819. Vol. IV. 153 p.

Yendo K. Notes on algae new to Japan I. // Bot. Mag. Tokyo. 1909. Vol. 23. P. 117—133.

SUMMARY

The selection of *Halosaccion firmum* as the type species of the genus *Halosaccion* is shown to be erroneous. It is also considered doubtful to distinguish the genus *Devaleraea*. The re-selection of *H. hydrophorum* as the lectotype of *Halosaccion* makes it possible to preserve the genus *Devaleraea*.

УДК 582.29 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© А. Н. Титов

МИКОКАЛИЦИЕВЫЕ ГРИБЫ (*LICHENES, MYCOCALICIACEAE*) И КЛЮЧ ДЛЯ ИХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

A. N. TITOV. MYCOCALYCIOUS FUNGI (*LICHENES, MYCOCALICIACEAE*) AND THE KEY FOR THEIR DETERMINATION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
Лаборатория лихенологии и бриологии
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail:titov@bryolich.bin.ras.spb.ru
Поступила 16.10.2003

Представлен ключ для определения 89 известных в мире видов микокалициевых грибов. Для каждого вида приводятся основные, прежде всего макроскопические признаки, а также эколого-географические особенности.

Ключевые слова: калициоидные грибы и лишайники, *Mycocaliciaceae, Chaenothecopsis, Mycocalicium, Phaeocalicium, Stenocybe*, таксономия, география, ключ для определения видов.

Сем. *Mycocaliciaceae* в настоящее время формально относится к так называемой группе калициоидных грибов и лишайников, которые на протяжении 150 лет традиционно объединялись в порядок *Caliciales*, т. е. порошкоплодных лишайников, обладающих уникальным способом размножения с образованием «мазедия», а также в значительной степени общей экологией и географическим распространением. Несмотря на огромное разнообразие жизненных форм — от эндофлеодного слоевища до листоватых и кустистых лишайников, а также на биологическую гетерогенность (среди *Caliciales* есть облигатные и факультативные лишайники, паразиты и парасимбионты лишайников, а также нелихенизированные грибы), группа порошкоплодных лишайников рассматривалась долгое время как образец филогенетического единства среди лишайников из-за наличия у них прототуникатных сумок и вследствие этого — пассивного распространения спор, приводящего к их скоплению на поверхности диска апотеция. Но еще с прошлого века неоднократно отмечалось отсутствие мазедия у нелихенизированных представителей этой группы. Schmidt (1970) все виды, не образующие мазедий, объединяет в сем. *Mycocaliciaceae*. Позднее Tibell, Wedin (2000) идентифицируют порядок *Mycocaliciales*, в который входят 2 семейства — *Mycocaliciaceae* и *Sphinctrinaceae*.

Представители сем. *Mycocaliciaceae*, по принятой в настоящее время системе (Schmidt, 1970), относятся к 4 родам: *Chaenothecopsis*, *Mycocalicium*, *Phaeocalicium* и *Stenocybe*. Однако последние исследования, основанные на анатомо-морфологическом изучении плодовых тел микокалициевых грибов, показали, что систематика семейства на родовом уровне также требует критической переоценки.

Микокалициевые грибы характеризуются внетропическим Голарктико-Голантарктическим распространением (см. таблицу). Они встречаются главным образом на древесном субстрате, являясь сапрофитами на коре и древесине деревьев, паразитами на колониях водорослей и на лишайниках, парасимбионтами лишайников, редко встречаются на мхах, грибах и выделениях деревьев. Большинство видов *Mycocaliciaceae*, как и все калициоидные грибы и лишайники, обычны в старых лесах, со сформировавшимся стабильным микроклиматом. Микокалициевые грибы встречаются в условиях повышенной и стабильной влажности в затененных местообитаниях. Особенности микроклимата конкретного ценоза являются более существенными для распространения видов *Mycocaliciaceae*, чем макроклиматические параметры. Ареал многих облигатно приуроченных к субстрату видов определяется наличием последнего.

Большинство микокалициевых грибов широко распространены на территории лесной зоны Голарктики в холодно-умеренных областях. Часть видов (11) встречается только в Голантарктике, ареал небольшой группы ви-

Географическое распространение микокалициевых грибов

Тип ареала	Число видов в родах					Доля от общего числа видов, %
	Chaenothecopsis	*Mycocalicium*	*Phaeocalicium*	*Stenocybe*	Всего	
Виды, распространенные только в умеренных широтах Северного полушария	41	2	19	7	69	63.3
Виды, распространенные только в умеренных широтах Южного полушария	7	1	2	1	11	10
Тропические и субтропические виды	7	7	—	—	14	12.7
Внетропические (биполярные) виды	8	—	—	—	8	7.5
Азональные виды	4	2	—	1	7	6.5
Всего	67	12	21	9	109	100
Доля от общего числа видов, %	62	11	19	8	100	

дов (14) ограничен тропическими районами. Среди микокалициевых грибов имеются также внетропические (биполярные) и азональные виды (см. таблицу).

Несмотря на широкое распространение в мире, группа микокалициевых грибов долгое время оставалась крайне слабо изученной главным образом в связи со сложностью их обнаружения в природе и идентификации, а также отсутствием определителей. Опубликованные ключи для определения микокалициевых грибов (Ромс, 1975; Tibell, 1984; Титов, 1986; Tibell, 1987; Titov, Tibell, 1993; Tibell, Ryman, 1995; Tibell, Titov, 1995; Tibell, 1996a, b,1998; Титов, 1998; Selva, Tibell, 1999; Tibell, 1999; Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002, и др.) касались лишь отдельных регионов или отдельных групп в пределах сем. *Mycocaliciaceae*. Настоящая статья является первой попыткой создать ключ для определения всех известных в мире микокалициевых грибов. Необходимо отметить, что из 109 известных нам видов 20 пока не описаны. По предварительным данным, 89 видов, приведенные в данной статье, составляют 60—70 % мировой биоты микокалициевых грибов.

Для большего удобства в данном ключе, где это возможно, в первую очередь использованы макроскопические признаки совместно с эколого-географическими характеристиками видов. Дальнейшая идентификация, безусловно, требует детального микроскопического исследования и изучения типового материала.

В статье приняты следующие сокращения: *C.* — *Chaenothecopsis*, *M.* — *Mycocalicium*, *P.* — *Phaeocalicium*, *S.* — *Stenocybe*, Н — 10 %-ный раствор азотной кислоты, K — 10 %-ный раствор гидроокиси калия.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ МИКОКАЛИЦИЕВЫХ ГРИБОВ

1. На мицелии и плодовых телах грибов . . . . 2.
— На других субстратах . . . . 4.
2. На мицелии *Hormiscium pinophylum*, апотеции 0.2—0.4 мм выс., сумки 30—35 мкм дл., споры 2-клеточные, 7—9 мкм дл., в Грузии . . . . *C. jaczewskii* (Voronich.) Titov.
— На плодовых телах *Polyporales* . . . . 3.
3. Апотеции 2—4 мм выс., сгруппированы по несколько вместе, сумки 40—50 мкм дл., споры 2-клеточные, темно-коричневые, 9—14 мкм дл., в Великобритании . . . . *C. caespitosa* (Phillips) Hawksw.
— Апотеции до 1 мм выс., одиночные, сумки 80—90 мкм дл., споры 2-клеточные, бесцветные, 11—13 мкм дл., циркумполярно в умеренной зоне Голарктики . . . . *P. polyporaeum* (Nyl.) Tibell.
4. На печеночных мхах *Plagiochila*, *Frullania*, апотеции 1—1.2 мм выс., сумки 150—200 мкм дл., споры 4-клеточные, 30—35 мкм дл., в океанических регионах Западной Европы . . . . *S. bryophila* W. Watson.
— На других субстратах . . . . 5.
5. На смоле хвойных и выделениях лиственных пород деревьев . . . . 6.
— На коре и древесине деревьев и кустарников, на колониях свободноживущих водорослей, на слоевищах лишайников . . . . 19.
6. Споры одноклеточные . . . . 7.
— Споры 2-клеточные . . . . 12.
7. Апотеции 0.3—0.8 мм выс. . . . . 8.
— Апотеции более 1 мм выс. . . . . 10.
8. Споры от веретеновидных до субсферических, 3—5 мкм дл., апотеции при действии K краснеют, апотеции 0.5—0.8 мм выс., сумки 20—30 мкм дл. без апи-

кального утолщения, споры 3—5 мкм дл., на застывшем соке *Mangifera indica*, в тропической Индии . . . . . . *Mycocalicium chaudchari* Tewari et Pant.

— Споры эллипсоидные, 4—8 мкм дл., апотеции от K– . . . . 9.

9. Ножки апотециев с зернистой поверхностью и зеленовато-беловатым налетом, апотеции 0.2—0.6 мм выс., сумки 25—30 мкм дл., споры 4—5 мкм дл., на смоле *Abies*, *Pinus*, на Дальнем Востоке . . . . *C. resinicola* Tibell et Titov.

— Ножки апотециев с гладкой поверхностью без налета, апотеции 0.4—0.6 мм выс., сумки 40—50 мкм дл., споры 6—8 мкм дл., на застывшем соке *Schefflera digitata*, в Новой Зеландии . . . . *C. schefflerae* (Samuels et D. E. Buchanan) Tibell.

10. Апотеции 1—4 мм выс., без налета, сумки 40—50 мкм дл., споры 7—11 мкм дл., на выделениях семян *Tristerix longibracteatus*, в Эквадоре и Перу . . . . *M. viscinicola* Funk et Kuijt.

— Апотеции 1—1.5 мм выс., с белым или зеленовато-желтым налетом . . . . 11.

11. Апотеции формируются на черной псевдостроме, головки апотециев с зеленовато-желтым налетом, сумки 35—45 мкм дл., споры 5—8 мкм дл., на выделениях поврежденных огнем *Sequoia* и *Sequoiadendron*, в Калифорнии . . . . *M. sequoiae* Bonar.

— Псевдострома отсутствует, головки апотециев с зеленовато-белым налетом, сумки 40—60 мкм дл., споры 7—10 мкм дл., на смоле *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, в США (Орегона) и Канаде (Британская Колумбия) . . . . *C. tsugae* Rikkinen.

12(6). На выделениях, поврежденных огнем, *Acer* и *Tilia*, апотеции 0.2—0.4 мм выс., обычно сгруппированы по нескольку вместе, сумки 40—60 мкм дл., споры 7—9 мкм дл., в Европе . . . . *C. tristis* (Koerb.) Titov.

— На смоле хвойных пород деревьев . . . . 13.

13. Сумки 80—110 мкм дл., споры 13—15 мкм дл., апотеции 0.8—2 мм выс., на смоле *Tsuga*, в США (Орегона) . . . . *C. nigripunctana* Rikkinen.

— Сумки 40—70 мкм дл., споры менее 12 мкм дл. . . . . 14.

14. Апотеции 1.5—10 мм выс., на разветвленных и извилистых ножках, сумки 50—60 мкм дл., споры 7—10 мкм дл., на смоле *Picea*, в Орегоне . . . . *C. sitchensis* Rikkinen.

— Апотеции 0.6—1.5 мм выс. . . . . 15.

15. Ножки апотециев обычно извилистые с зернистой поверхностью, покрыты зеленовато-белым налетом, сумки 40—50 мкм дл., споры 6—9 мкм дл. . . . . 16.

— Ножки апотециев обычно прямые с гладкой поверхностью, с налетом или без него, сумки 40—70 мкм дл., споры 7—12 мкм дл. . . . . 17.

16. Сумки 40—45 мкм дл., споры 6—7 мкм дл., апотеции при действии K зеленеют, на Дальнем Востоке и Канаде (Британская Колумбия) . . . . *C. asperopoda* Titov.

— Сумки 45—50 мкм дл., споры 7—9 мкм дл., апотеции от , K– или становятся коричневыми, в Китае (западный Сычуань) . . . . *C. eugenia* Titov.

17(15). Апотеции с зеленоватым налетом, сумки 40—50 мкм дл., споры 7—10 мкм дл., на смоле *Tsuga*, в Канаде (Британская Колумбия) и на Дальнем Востоке . . . . *C. edbergii* Selva et Tibell.

— Апотеции с белым налетом или без налета, сумки 50—70 мкм дл., споры 8—12 мкм дл. . . . . 18.

18. Апотеции без налета, 0.8—12 мм выс., эксципул состоит из периклинально ориентированных гиф, головки апотециев в свежем материале при действии K краснеют, на Дальнем Востоке . . . . *C. dolichocephala* Titov.

— Апотеции часто с белым налетом, 0.8—1.5 мм выс., эксципул состоит из 1—2 слоев изодиаметрических клеток, головки апотециев от K–, на Дальнем Востоке и на Кавказе . . . . *C. golubkovae* Tibell et Titov.

19(5). Сумки 60—300 мкм дл., споры 1—7-клеточные, на коре и тонких веточках лиственных, реже хвойных пород деревьев, не на древесине . . . . 20.

— Сумки 30—60 мкм дл., споры 1—2-клеточные, на древесине и коре хвойных и лиственных пород деревьев, на колониях свободноживущих водорослей, на слоевищах лишайников . . . . 42.

20. Споры одноклеточные . . . . 21.

— Споры 2—7-клеточные . . . . 24.

21. Головки апотециев сжаты до толщины ножки . . . . 22.

— Головки апотециев не сжаты, от субсферических до обратноконусовидных и бесформенных . . . . 23.

22. Апотеции 0.3—0.4 мкм выс., ножки у основания светлые, эксципул состоит из изодиаметрических клеток, сумки 60—70 мкм дл., споры 10—13 мкм дл. с гладкой оболочкой, на *Betula*, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики . . . . *P. betulinum* (Nyl.) Tibell.

— Апотеции 0.3—0.4 мм выс., ножки черные или у основания темно-коричневые, эксципул состоит из периклинально ориентированных гиф, сумки 55—60 мкм дл., споры 10—13 мкм дл. с орнаментированной оболочкой, на *Alnus*, циркумполярно в гипоарктической зоне Голарктики . . . . *P. compressulum* (Nyl. ex Szatala) Schmidt.

23(21). Край эксципула сильно утолщен, что придает апотециям колокольчатую форму, апотеции 0.3—0.4 мм выс., сумки 55—60 мкм дл., споры 10—12 мкм дл., на тонких веточках лиственных пород, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики . . . . *P. interruptum* (Nyl.) Tibell.

— Край эксципула не утолщен, апотеции 0.5—0.8 мм выс., сумки 60—70 мкм дл., споры 10—13 мкм дл., на *Populus*, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики . . . . *P. praecedens* (Nyl.) Schmidt.

24(20). Головки апотециев сжаты до толщины ножки . . . . 25.

— Головки апотециев не сжаты, от субсферических до линзовидных, обратноконусовидных и бесформенных . . . . 28.

25. Споры 2-клеточные . . . . 26.

— Споры 4-клеточные . . . . 27.

26. Апотеции 0.25—0.3 мм выс., сумки 75—95 мкм дл., споры 12—14 мкм дл., на *Betula*, в Скандинавии, на северо-западе Сев. Америки и на Камчатке . . . . *P. flabelliforme* Tibell.

— Апотеции 0.4—0.5 мм выс., сумки 78—89 мкм дл., споры 12—15 мкм дл., на *Coprosma*, в Новой Зеландии . . . . *P. asciiforme* Tibell.

27(25). Апотеции 0.3—0.5 мм выс., сумки 80—100 мкм дл., споры 12—17 мкм дл., на *Betula* и *Sorbus*, на северо-западе Сев. Америки . . . . *P. matthewsianum* Selva et Tibell.

— Апотеции 0.7—0.9 мм выс., сумки 130—160 мкм дл., споры 17—20 мкм дл., на *Nothofagus*, в умеренной зоне Южн. Америки . . . . . . *P. fuegensis* Tibell.

28(24). Сумки 130—300 мкм дл., споры 4—7-клеточные, 20—60 мкм дл. . . . 29.

— Сумки до 100 мкм дл., споры 2—4-клеточные, 10—20 мкм дл. . . . . 34.

29. На коре хвойных пород деревьев . . . . 30.

— На коре и тонких веточках лиственных пород деревьев . . . . 32.

30. Сумки 200—300 мкм дл., споры 4—7-клеточные, 40—50 мкм дл., апотеции 1—2 мм выс., на *Tsuga* и *Pseudotsuga*, на западе Сев. Америки . . . . *S. clavata* Tibell.

— Сумки 140—180 мкм дл., споры 4-клеточные . . . . 31.

31. Апотеции 1—3.5 мм выс., сильно изогнуты, споры широко-эллипсоидные, 20—28 × 8—9 мкм, на *Picea*, в бореальной зоне Сев. Америки и Дальнего Востока . . . . *S. flexuosa* Selva et Tibell.

— Апотеции 0.8—1.5 мм выс., в основном прямые, споры узко-эллипсоидные. 19—32 × 5—7 мкм, на *Abies* и *Tsuga*, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики . . . . *S. major* Nyl. ex Koerb.

32(29). Апотеции 0.7—0.9 мм выс., сумки 130—150 мкм дл., споры 4—7-клеточные, 20—30 мкм дл., с орнаментом в виде беспорядочно расположенных борозд, на *Lonicera*, в Центральной Азии . . . *P. ahtii* (Titov et Baibulat.) Titov.

— Сумки 170—300 мкм дл., споры 4-клеточные, 35—60 мкм дл. . . . . 33.

33. Апотеции 1—2 мм выс., сумки 250—300 мкм дл., споры 50—60 мкм дл., в океанических регионах Зап. Европы и на юге Африки, на *Ilex*, иногда других лиственных породах . . . . *S. septata* (Leighton) Massal.

— Апотеции 0.9—1.3 мм выс., сумки 170—200 мкм дл., споры 35—45 мкм дл., на *Weinmannia*, иногда других породах, в Новой Зеландии . . . *S. bartletti* Tibell.

34(28). На тонких веточках *Pinus*, апотеции 0.2—0.4 мм выс., сумки 60—75 мкм дл., споры 2-клеточные, 8—13 мкм дл., в Сибири и на Дальнем Востоке . . . . *P. pinaceum* Titov.

— На лиственных породах . . . . 35.

35. Край эксципула сильно утолщен, что придает апотециям колокольчатую форму, апотеции 0.3—0.4 мм выс., сумки 55—60 мкм дл., споры 10—12 мкм дл., на тонких веточках лиственных пород, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики . . . . *P. interruptum* (Nyl.) Tibell.

— Край эксципула не утолщен . . . . 36.

36. Эксципул и ножка на срезе с красновато-коричневым оттенком, при действии K ножка становится красновато-серой, апотеции 0.3—0.4 мм выс., сумки 60—75 мкм дл., споры 12—14 мкм дл., на *Alnus*, *Betula*, *Salix*, в Скандинавии и на Камчатке . . . . *P. boreale* Tibell.

— Эксципул и ножка на срезе светло-коричневые или зеленоватые, от K– . . . . 37.

37. Апотеции часто разветвленные, 0.3—0.8 мм выс., сумки 80—100 мкм дл., споры 12—17 мкм дл., на *Alnus*, циркумполярно в лесной зоне Голарктики . . . . *S. pullatula* (Ach.) Stein.

— Апотеции не разветвленные, на других породах (не *Alnus*) . . . . 38.

38. Споры 2—4-клеточные, эксципул состоит из изодиаметрических клеток . . . . 39.

— Споры 2-клеточные, эксципул состоит из периклинальных ориентированных гиф . . . . 40.

39. Перегородка спор менее контрастная, чем оболочка, апотеции 0.2—0.4 мм выс., сумки 60—80 мкм дл., споры 12—20 мкм дл., на *Quercus*, на северо-западе Сев. Америки . . . . *P. minutissimum* (Merrill) Selva.

— Перегородка спор такой же контрастности, как и оболочка, апотеции 0.2—0.4 мм выс., сумки 70—90 мкм дл., споры 14—18 мкм дл., на *Populus*, в Европе, Сев. Америке и на Камчатке . . . . . *P. tremulicola* (Norrl. ex Nyl.) Tibell.

40(38). Споры с орнаментом, хорошо различимым в световой микроскоп, гипотеций зеленовато-серый, апотеции 0.5—0.7 мм выс., сумки 80—112 мкм дл., споры 12—20 мкм дл., на *Populus*, в Китае (западный Сычуань) . . . . *P. tibetanicum* Titov.

— Оболочка спор гладкая, гипотеций коричневый . . . . 41.

41. Апотеции 0.6—0.9 мм выс., ножка снаружи окружена слоем желатинизированных клеток, сумки цилиндрические, 70—80 мкм дл., споры 10—14 мкм дл., на *Populus*, циркумполярно в лесной зоне Голарктики . . . . *P. populneum* (Brond. ex Duby) Schmidt.

— Апотеции 0.7—0.9 мм выс., ножка без чехла из желатинизированных клеток, сумки булавовидные, 70—100 мкм дл., споры 11—14 мкм дл., на *Rhus typhina*, на северо-западе Сев. Америки . . . . *P. curtisii* (Tuck.) Tibell.

42(19). Апотеции 0.1—0.3 мм выс., сидячие или на очень коротких ножках, высота ножки менее ширины головки, паразит-парасимбионт на слоевищах лишайников . . . . 43.

— Апотеции 0.5—3 мм выс., на ножках, высота ножки не менее ширины головки, паразит-парасимбионт на слоевищах лишайников, колониях свободноживущих водорослей, а также коре и древесине деревьев . . . . 49.

43. Споры одноклеточные . . . . 44.

— Споры 2-клеточные . . . . 46.

44. Апотеции от K–, 0.1 мм выс., по краю эксципула покрыты волоскоподобными гифами, сумки 30—35 мкм дл., споры 5—6 мкм дл., на слоевище *Tylophoron moderatum*, циркумполярно в тропиках . . . . *C. pilosa* Tibell et Kalb.

— Апотеции при действии K краснеют . . . . 45.

45. Апотеции 0.2—0.6 мм выс., ножки с белым налетом, сумки 43—47 мкм дл., споры 7—8 мкм дл., на *Haematomma ochroleucum*, циркумполярно в умеренной зоне Голарктики . . . . *C. ochroleuca* (Körb.) Tibell.

— Апотеции сидячие или на коротких черных ножках, 0.1—0.3 мм выс., сумки 44—54 мкм дл., споры 8—10 мкм дл., на *Lecanora, Haemathomma ochroleucum*, в Европе и на Кавказе . . . . *C. hospitans* (Th. Fr.) Tibell.

46(43). Апотеции сидячие, содержат гранулы красного пигмента, эксципул на срезе красновато-коричневого цвета . . . . 47.

— Апотеции на коротких ножках, не содержат гранулы красного пигмента, эксципул на срезе зеленовато-коричневого цвета . . . . 48.

47. Апотеции 0.1—0.2 мм выс., сумки 40—50 мкм дл., споры 6—7.5 мкм дл., на *Arthonia* и *Lecanactis,* циркумполярно в Голарктике—Голантарктике . . . . *C. brevipes* Tibell.

— Апотеции 0.1—0.2 мм выс., сумки 41—46 мкм дл., споры 7—11 мкм дл., на *Schismathomma cretaceum*, в Великобритании . . . . *C. retinens* (Nyl.) Tibell.

48. Апотеции 0.14—0.26 мм выс., сумки 52—69 мкм дл., споры 9—11 мкм дл., на *Lecanora caesiorubella*, циркумполярно в тропиках . . . . *C. kalbii* Tibell et K. Ryman.

— Апотеции 0.2—0.3 мм выс., сумки 42—50 мкм дл., споры 7—8 мкм дл., на *Haemathomma ochroleucum*, в Европе и Сев. Америке . . . . *C. subparoica* (Nyl.) Tibell.

49(42). Споры одноклеточные . . . . 50.

— Споры 2-клеточные . . . . 76.

50. Эксципул снизу покрыт коричневым или цвета ржавчины налетом . . . . 51.

— Апотеции без налета или налет белого, желтого, зеленого или красного оттенков (не коричневый) . . . . 52.

51. Апотеции 0.5—1 мм выс., на желтовато-коричневых ножках с зернистой поверхностью, сумки 40—46 мкм дл., споры 8—10 мкм дл., на коре *Betula*, реже других лиственных пород, в субтропических лесах Китая (западный Сычуань) . . . . *C. weiana* Titov.

— Апотеции 0.4—0.7 мм выс., на черных ножках с гладкой поверхностью, сумки 41—46 мкм дл., споры 6.5—10 мкм дл., на древесине, в Австралии . . . . *M. fulvofuscum* (Wilson ex Bailey) Tibell.

52(50). Апотеции при действии K зеленеют . . . . 53.

— Апотеции от K– или реакция другая . . . . 57.

53. Апотеции на длинных, часто извилистых ножках, 0.8—3 мм выс. . . . . . 54.

— Апотеции на прямых ножках, 0.2—0.8 мм выс. . . . . 56.

54. Ножки апотециев покрыты белым налетом, сумки 40—50 мкм дл., споры 8—10 мкм дл., на коре и древесине хвойных пород, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики . . . . *C. viridialba* (Krempelh.) Schmidt.

— Ножки апотециев, по крайней мере в верхней части, с красным или красновато-коричневым налетом . . . . 55.

55. Апотеции на гладких серовато-коричневых ножках, сумки 35—45 мкм дл., споры 6—7 мкм дл., с гладкой оболочкой, на древесине хвойных пород, циркумполярно в лесной зоне Голарктики-Голантарктики . . . . *C. haematopus* Tibell.

— Апотеции на черных ножках с зернистой поверхностью, сумки 40—50 мкм дл., споры 7—10 мкм дл., с орнаментированной оболочкой, на слоевищах лишайников, в Китае (западный Сычуань) . . . . *C. vinosa* Titov.

56(53). Апотеции 0.5—0.8 мм выс., с красными снизу головками и бесцветными у основания ножками, сумки 35—40 мкм дл., споры 6—8 мкм дл., на коре и древесине, в неотропиках, Австралии и Новой Зеландии . . . . *C. nivea* (F. Wilson) Tibell.

— Апотеции 0.2—0.5 мм выс., черные, сумки 30—35 мкм дл., споры 5—8 мкм дл., на коре лиственных пород, в субтропических лесах Китая (западный Сычуань)и Кавказа (Талыш) . . . . *C. trassii* Titov.

57(52). Апотеции или их отдельные части при действии K краснеют или цвет становится красно-фиолетовым . . . . 58.

— Апотеции от K– или становятся коричневыми . . . . 62.

58. Апотеции на толстых ножках, 0.1—0.2 мм толщ., сумки 45—60 мкм дл., ножки при действии K становятся красно-фиолетовыми . . . . 59.

— Ножки апотециев 0.04—0.06 мм толщ., сумки 32—45 дл., ножки от K–, головки апотециев при действии K краснеют . . . . 61.

59. Апотеции с хорошо развитым и сильно загнутым вовнутрь краем эксципула . . . . 60.

— Эксципул слабо развит, край эксципула не загнут вовнутрь, центральная часть ножки состоит из желатинизированных гиф, сумки 44—55 мкм дл., споры 8—9 мкм дл., на древесине, в субтропических лесах Австралии, Европы и Сев. Америки . . . . *M. victoriae* (Knight et Wilson) Tibell.

60. Апотеции 0.5—0.8 мм выс., без налета, сумки 52—60 мкм дл., споры 9—10 мкм дл., на древесине, в неотропиках и в Австралии . . . . *M. americanum* (R. Sant.) Tibell.

— Апотеции 0.5—0.8 мм выс., с желтовато-зеленоватым налетом на эксципуле, поверхность эксципула морщинистая, с вертикально направленными бороздами, сумки 54—65 мкм дл., споры 7—10 мкм дл., на древесине, в неотропиках и на юге Африки . . . . *M. ravenellii* (Tuck.) Fink.

61(58). Ножки апотециев с белым налетом, апотеции 0.2—0.6 мм выс., сумки 43—47 мкм дл., споры 7—8 мкм дл., на *Haemathomma ochroleucum*, циркумполярно в умеренной зоне Голарктики . . . . *C. ochroleuca* (Koerb.) Tibell.

— Ножки апотециев черные или светлые у основания, без налета, апотеции 0.4—0.9 мм выс., сумки 32—34 мкм дл., споры 7—10 мкм дл., на коре лиственных, реже хвойных пород, циркумполярно в лесной зоне Голарктики . . . . *C. rubescens* Vain.

62(57). Сумки 50—75 мкм дл. . . . . 63.

— Сумки 30—45 мкм дл. . . . . 67.

63. Апотеции 0.7—1 мм выс., сумки 65—75 мкм дл., споры темно-коричневые, 9—11 мкм дл., паразит-парасимбионт на *Pertusaria*, обитающей на скалах, на юге Африки . . . . *M. rapax* Tibell.

— На коре и древесине деревьев . . . . 64.

64. Апотеции с тонким белым налетом на головках, эксципул состоит из периклинально ориентированных гиф . . . . 65.

— Апотеции черные, без налета, в эксципуле присутствуют изодиаметрические клетки . . . . 66.

65. Апотеции 0.8—1.5 мм выс., сумки 45—70 мкм дл., споры светлые, удлиненно-эллипсоидные, 8—12 × 3—5 мкм, на коре и древесине, на Дальнем Востоке и в Британской Колумбии . . . . *C. irregularis* Titov.

— Апотеции 0.7—1 мм выс., сумки 55—65 мкм дл., споры темно-коричневые, широко-эллипсоидные, 10—12 × 4—6 мкм, среди одноклеточных спор встречаются 2-клеточные, при этом перегородка спор более контрастная, чем оболочка, на древесине, в Сев. Америке (Нью Джерси) . . . . *M. fuscipes* (Tuck.) Fink.

66(64). Апотеции 0.5—1 мм выс., на светлых у основания ножках, сумки 50—60 мкм дл., споры эллипсоидные, 6—8 мкм дл., с орнаментом в виде продольно ориентированных борозд, на *Sabal palmetto*, в Сев. Америке (Флорида) . . . . *C. rappi* (Nadv.) Tibell et Titov.

— Апотеции 0.6—1.5 мм выс., черные, сумки 30—55 мкм дл., споры веретеновидные, уплощенные, 6—9 мкм дл., с бородавчатым орнаментом, слабо заметным в световой микроскоп, на древесине, реже коре деревьев, повсеместно в лесной зоне мира . . . . *M. subtile* (Pers.) Szatala.

67(62). Ножки апотециев с зернистой поверхностью, часто с белым налетом . . . . 68.

— Ножки апотециев гладкие, без налета . . . . 69.

68. Апотеции 0.5—0.7 мм выс., гипотеций зеленоватый, сумки 30—35 мкм дл., споры 5—6 мкм дл., расположены периклинально по отношению к оси сумки, на *Lecanactis abietina*, в умеренной зоне Южн. Америки . . . . *C. cinerea* Tibell.

— Апотеции 0.3—0.6 мм выс., гипотеций темно-коричневый, сумки 30—35 мкм дл., споры 4—5 мкм дл., расположены антиклинально по отношению к оси сумки, на древесине, на Дальнем Востоке . . . . *C. ussuriensis* Titov.

69(67). Споры веретеновидные, коричневые, апикальное утолщение зрелых сумок всегда гомогенное, канал бывает в апексе только полузрелых сумок . . . . 70.

— Споры эллипсоидные, удлиненно-эллипсоидные, редко веретеновидные, светло-коричневые, апикальное утолщение сумок всегда с каналом . . . . . 72.

70. Эксципул в основании состоит из тонкостенных изодиаметрических клеток, 8—13 мкм в диам., апотеции 0.7—1.3 мм выс., сумки 35—45 мкм дл., споры 6—8 мкм дл., на древесине, в Европе (Крым), Сев. и Южн. Америке и Австралии . . . . *M. albonigrum* (Nyl.) Tibell.

— Эксципул состоит из периклинально направленных гиф или из толстостенных изодиаметрических или цилиндрических клеток 4—6 мкм дл. . . . . . . 71.

71. Ножка и эксципул состоят из желатинизированных гиф, центральная часть ножки светлая, апотеции 0.4—0.7 мм выс., сумки 33—36 мкм дл., споры 6—7 мкм дл., на древесине, в умеренной зоне Южн. Америки . . . . . *M. anomalum* Tibell.

— Ножки и эксципул состоят из коричневых или зеленоватых гиф, одинаковых в центральных и наружных слоях, апотеции 0.6—1.5 мм выс., черные, сумки 30—55 мкм дл., споры 6—9 мкм дл., на древесине, реже коре деревьев, повсеместно в лесной зоне мира . . . . *M. subtile* (Pers.) Szatala.

72(69). Апотеции 0.7—2 мм выс. . . . . 73.

— Апотеции 0.2—0.8 мм выс. . . . . 74.

73. Апотеции 0.8—2 мм выс., сумки 40—50 мкм дл., споры удлиненно-эллипсоидные, с орнаментом в виде продольно направленных борозд, 8—12 мкм дл., на древесине и колониях свободноживущих водорослей, в Китае (западный Сычуань) . . . . *C. tibellii* Titov.

— Апотеции 0.7—1.5 мм выс., сумки 22—32 мкм дл., споры эллипсоидные с закругленными концами, с бородавчатым орнаментом, 5—7 мкм дл., на древесине и колониях свободноживущих водорослей, повсеместно в лесной зоне мира . . . . *C. savonica* (Ras.) Tibell.

74(72). Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*, апотеции 0.2—0.5 мм выс., сумки 30—40 мкм дл., споры эллипсоидные, 5—8 мкм дл. . . . . 75.

— Фотобионт отсутствует, апотеции 0.4—0.8 мм выс., сумки 26—33 мкм дл., споры веретеновидные, 5—6 мкм дл., на коре, реже древесине деревьев, циркумполярно в Голарктике-Голантарктике . . . . *C. nana* Tibell.

75. Эксципул состоит из изодиаметрических клеток, апотеции 0.2—0.4 мм выс., сумки 30—40 мкм дл., споры 5—8 мкм дл., на коре *Phellodendron amurense*, на Дальнем Востоке . . . . *C. amurensis* Titov.

— Эксципул состоит из периклинально направленных гиф, апотеции 0.4—0.5 мм выс., сумки 34—40 мкм дл., споры 5—7 мкм дл., на *Lecanactis abietina*, в умеренной зоне Южн. Америки . . . . *C. australis* Tibell.

76(49). Паразит-парасимбионт на слоевище и плодовых телах *Chaenotheca* . . . . 77.

— На коре и древесине деревьев, на колониях свободноживущих водорослей, на лишайниках (не *Chaenotheca*) . . . . 78.

77. Апотеции 0.7—0.9 мм выс., от К–, сумки 33—37 мкм дл., споры 5.5—6.5 мкм дл., на *Chaenotheca trichialis*, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики . . . . *C. epithallina* Tibell.

— Апотеции 0.8—0.9 мм выс., головки апотециев при действии К зеленеют, сумки 35—45 мкм дл., споры 6—9 мкм дл., на *Chaenotheca chrysocephala*, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики . . . . *C. consociata* (Nadv.) Schmidt.

78(76). Головки апотециев при действии К зеленеют или краснеют . . . . . . 79.

— Апотеции от К– или реакция другая . . . . 82.

79. Головки апотециев при действии К зеленеют . . . . 80.

— Головки апотециев при действии К краснеют . . . . 81.

80. Апотеции 0.4—1 мм выс., сумки 35—40 мкм дл., споры 7—8.5 мкм дл., паразит-парасимбионт на *Pyrgidium montellicum*, в неотропиках . . . . *C. rubina* Tibell.

— Апотеции 0.8—1 мм выс., сумки 34—38 мкм дл., споры 6—7.5 мкм дл., на древесине, реже коре деревьев, на колониях свободноживущих водорослей, на лишайниках, циркумполярно в Голарктике-Голантарктике . . . . *C. viridireagens* (Nadv.) Schmidt.

81(79). Реакция с K быстро проходит, апотеции 0.6—0.9 мм выс., сумки 30—36 мкм дл., споры 6—6.5 мкм дл., на древесине хвойных пород, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики, в Новой Зеландии . . . . . *C. pusiola* (Ach.) Vain.

— Реакция с K стабильная, апотеции 0.4—0.6 мм выс., сумки 40—45 мкм дл., споры 7—9 мкм дл., на коре лиственных пород, в субтропических лесах Юго-Восточной Азии и Кавказа (Талыш) . . . . *C. himalayensis* (Räs.) Tibell et Titov.

82(78). Гифы апотеция на срезе ярко-красные, апотеции 0.4—0.7 мм выс.,сумки 34—42 мкм дл., споры 6—8 мкм дл., на древесине, циркумполярно в Голантарктике . . . . *C. sanguinea* Tibell.

— Гифы апотеция на срезе зеленовато-коричневые или красновато-коричневые . . . . 83.

83. Апотеции 0.3—0.5 мм выс., паразит-парасимбионт на *Arthonia*, *Lecanactis*, *Sagenidium* . . . . 84.

— Апотеции 0.5—1.5 мм выс., на древесине и коре деревьев, на колониях свободноживущих водорослей . . . . 86.

84. Эпитеций и эксципул с красным оттенком, при действии K красный цвет интенсифицируется, апотеции 0.3—0.4 мм выс., на черных ножках, сумки 37—45 мкм дл., споры 6—8 мкм дл., на *Arthonia*, в умеренной зоне Южн. Америки . . . . *C. arthoniae* Tibell.

— Эпитеций и эксципул коричневые, от K–, апотеции на светлых у основания ножках . . . . 85.

85. Ножки апотециев состоят из периклинально направленных гиф, апотеции 0.25—0.45 мм выс., сумки 38—43 мкм дл., споры 6.7—8.3 мкм дл., на *Sagenidium molle*, в Новой Зеландии . . . . *C. sagenidii* Tibell.

— Ножки апотециев состоят из внутреннего слоя, образованного рыхло переплетенными бесцветными гифами, и наружного слоя, состоящего из темно-коричневых склеротизированных гиф, апотеции 0.3—0.5 мм выс., сумки 39—43 мкм дл., споры 6.6—7.6 мкм дл., на *Lecanactis abietina*, в умеренной зоне Южн. Америки . . . . *C. lecanactidis* Tibell.

86(83). Гифы апотеция, эксципула и ножки с красным оттенком, при действии K красный цвет интенсифицируется или цвет становится желтовато-коричневым, гипотеций зеленый . . . . 87.

— Эпитеций, эксципул и ножка на срезе зеленовато-коричневые, без красного оттенка, от K–, гипотеций зеленовато-коричневый . . . . 89.

87. При действии K цвет апотеция на срезе становится желтовато-коричневым, апотеции 0.3—0.8 мм выс., сумки 40—60 мкм дл., споры 7—11 мкм дл., на коре и слоевищах лишайников, апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*, циркумполярно в Голарктике и в умеренной зоне Южн. Америки . . . . *C. vainioana* (Nadv.) Tibell.

— При действии K красный цвет эпитеция и эксципула интенсифицируются, ножка становится фиолетово-красной . . . . 88.

88. При действии H ножка становится серо-фиолетовой, канал в апексе сумок одинаковой толщины по всей длине, апотеции 0.9—1.5 мм выс., сумки 44—55 мкм дл., споры 7—9 мкм дл., на древесине, реже коре деревьев, повсеместно в лесной зоне мира . . . . *C. debilis* (Turn. et Borr. ex Sm.) Tibell.

— При действии H ножка становится желтовато-красноватой, канал в апексе сумок треугольной формы, апотеции 0.7—0.9 мм выс., сумки 37—42 мкм дл., споры 6.5—8 мкм дл., на древесине, в бореальной зоне Сев. Америки . . . . *C. exilis* Tibell.

89. Апотеции с голубовато-белым налетом на головках, 1—2 мм выс., сумки 42—58 мкм дл., споры 7—10 мкм дл., на древесине хвойных пород, в Скандинавии . . . . *C. fennica* (Laurila) Tibell.

— Апотеции без налета, 0.5—1.5 мм выс., сумки 29—49 мкм дл. . . . . 90.

90. Споры со слабо пигментированной перегородкой . . . . 91.

— Перегородка спор более контрастная, чем оболочка . . . . 92.

91. Апотеции 0.8—1.2 мм выс., на прямых, часто светлых у основания ножках, ножки состоят из 2 слоев — внутреннего, образованного рыхло переплетенными светлыми гифами, и наружного, состоящего из более периклинально ориентированных зеленовато-коричневых гиф, сумки 29—38 мкм дл., споры 6—8 мкм дл., на древесине, реже коре деревьев, повсеместно в лесной зоне мира . . . . *C. pusilla* (Ach.) Schmidt.

— Апотеции 1.2—1.5 мм выс., на извилистых черных ножках, ножки состоят из периклинально ориентированных гиф, сумки 40—45 мкм дл., споры 7—10 мкм дл., на древесине, в Новой Зеландии, на Дальнем Востоке и на Кавказе . . . . *C. nigropedata* Tibell.

92(90). Апотеции 0.7—1.5 мм выс., ножки состоят из периклинально ориентированных темно-коричневых гиф, сумки 31—37 мкм дл., споры 5—6 мкм дл., на древесине и колониях свободноживущих водорослей, циркумполярно в Голарктике-Голантарктике . . . . *C. nigra* Tibell.

— Апотеции 0.5—0.7 мм выс., ножки состоят из рыхло переплетенных красноватых в наружных слоях и светлых в центральной части гиф, сумки 35—42 мкм дл., споры 6—8 мкм дл., на древесине, колониях свободноживущих водорослей и слоевищах лишайников, циркумполярно в Голантарктике, в Сев. Америке и на Дальнем Востоке . . . . *C. tasmanica* Tibell.

Данная работа выполнена в Лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Благодарности

Работа была поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 02-04-49598).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ромс Е. Г. Семейство *Caliciaceae* // Определитель лишайников СССР. 1975. Вып. 3. С. 7—37.

Титов А. Н. Род *Phaeocalicium* (*Mycocaliciaceae*) в СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 384—389.

Титов А. Н. Таблицы к определению порошкоплодных лишайников (порядок *Caliciales*) России // Новости сист. низш. раст. 1998. Т. 32. С. 92—110.

Титов А. Н., Давыдов Е. А., Урбанавичене И. Н. Новые данные о редких микокалициеновых грибах из родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe* (*Mycocaliciaceae*, *Caliciales* s. l.) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 60—67.

Schmidt A. Anatomisch-taxonomische Untersuchungen an europäischen Arten der Flechtenfamilie *Caliciaceae* // Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg. 1970. Bd 13. S. 111—166.

Selva S., Tibell L. Lichenized and Non-lichenixed Fungi from North America // The Bryologist. 1999. Vol. 102. N 3. P. 377—397.

Tibell L. A reappraisal of the taxonomy of *Caliciales* // Nova Hedwigia. 1984. Beih. 79. P. 597—714.

Tibell L. Australasian *Caliciales* // Symb. Bot. Ups. 1987. Vol. 27. N 1. P. 1—279.

Tibell L. Phaeocalicium (*Mycocaliciaceae*, *Ascomycetes*) in Northern Europe // Ann. Bot. Fennici. 1996a. Vol. 33. P. 205—221.

Tibell L. Caliciales // Flora Neotropica Monograph. 1996b. Vol. 69. P. 1—78.

Tibell L. Crustose mazaediate lichens and the *Mycocalicaceae* in temperate South America // Bibliotheca Lichenologica. 1998. Vol. 71. P. 1—107.

Tibell L. Caliciales // Nordic Lichen Flora. 1999. Vol. 1. P. 20—93.

Tibell L., Ryman K. Revision of species of *Chaenothecopsis* with short stalks // Nova Hedwigia. 1995. Bd 60. S. 199—218.

Tibell L., Titov A. N. Species *Chaenothecopsis* and *Mycocalicium* (*Caliciales*) on exudates // The Bryologist. 1995. Vol. 98. P. 550—560.

Tibell L., Wedin M. Mycocaliciales — a new order of non-lichenized calicioid fungi // Mycologia. 2000. Vol. 92. P. 577—581.

Titov A. N., Tibell L. Chaenothecopsis in the Russsian Far East // Nord. J. Bot. 1993. Vol. 13. P. 313—329.

SUMMARY

The key for determination of 89 species of mycocalycious fungi all over the world is presented. Every species is annotated with its main (chiefly macroscopic) characters, and ecological and geographic features.

УДК 582.572 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© **М. В. Баранова, Е. В. Мордак**

РОД *PROSPERO* (*HYACINTHACEAE*) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ И НА КАВКАЗЕ

M. V. BARANOVA, E. V. MORDAK. THE GENUS *PROSPERO* (*HYACINTHACEAE*) IN THE EASTERN EUROPE AND THE CAUCASUS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 19.02.2004

Даны краткие таксономические характеристики рода *Prospero* и вида *Prospero autumnale* (=*Scilla autumnalis*), а также сведения об их ареалах. Приводятся данные о кариотипических особенностях вида *P. autumnale* и рассматриваются вопросы его объема и родства. Детально исследованы структура вегетативных органов и онтогенез монокарпического побега. Дана сравнительная характеристика биоморф родов *Prospero*, *Barnardia* и *Scilla* и их феноритмотипов.

Ключевые слова: *Prospero*, *Prospero autumnale*, Восточная Европа, Кавказ, таксономия, структура луковицы, годичный побег, морфогенез, феноритмотип.

Работа по изучению рода *Prospero* на территории Восточной Европы и Кавказа предпринята нами в связи с проектом «Семейство *Hyacinthaceae* флоры России и сопредельных государств» и подготовкой коллективного труда «Конспект флоры Кавказа».

В работе использованы гербарные коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), Института ботаники АН Грузии (TBI), Государственного музея Грузии (TGM), Института ботаники НАН Армении (ERE), Института ботаники НАН Азербайджана (BAK), коллекции живых растений БИН РАН, а также литературные источники.

Род *Prospero* Salisb. включал *Scilla autumnalis* L. и родственные ей, как полагал R. A. Salisbury (1866), *S. obtusifolia* Poir., *S. parviflora* Desf., *S. lingulata* Poir., *S. undulata* Desf. и *S. hyacinthoides* L. Монограф рода *Scilla* L. J. Baker (1873) поместил род *Prospero* в состав подрода *Euscilla* Baker рода *Scilla*. В ключе для определения видов этого подрода в тезе: «Семязачатки в гнезде завязи двойные (*Prospero* Salisb.). Листья образуются после цветения» Baker привел лишь 3 вида: *S. autumnalis*, *S. obtusifolia* и новый вид *S. hanburii* Baker. P. Chouard (1930, 1931) рассматривал род *Scilla* в объеме подрода *Euscilla* Baker, а род *Prospero* принял в качестве подрода *Prospero* (Salisb.) Chouard рода *Scilla*, сохранив его состав из 3 видов, приведенных Baker (1873).

А. А. Гроссгейм (1935) рассматривал род *Prospero* в ранге секции *Prospero* (Salisb.) Grossh. рода *Scilla*, которую разделил на 2 цикла: *Autumnales* Grossh. с видом *S. autumnalis* и *Vernales* Grossh. с видом *S. atropatana* Grossh. Затем название секции Гроссгейма было заменено на приоритетное в этом ранге *Autumnales* Batt. 1884, а также был изменен ее состав, так как *S. atropatana*, обладающая совершенно отличными от *S. autumnalis* признаками, была выделена в самостоятельную секцию *Atropatana* Mordak (Мордак, 1971). Позднее, после обсуждений с В. Mathew (Kew) и P. Wendelbo (Göteborg) Е. В. Мордак признала *S. atropatana* видом рода *Hyacinthella*, и ее название послужило базионимом для комбинации *Hyacinthella atropatana* (Grossh.) Mordak et Zakhar. (Persson, Wendelbo, 1981; Мордак и др., 1989). Однако признаки, отличающие *S. autumnalis* от остальных весеннецветущих эфемероидных видов рода *Scilla*, настолько существенны (см. ниже текст и таблицу), что необходимость восстановления рода *Prospero* аналогично восстановлению близкого рода *Barnardia* Lindl., о котором мы сообщали в предыдущей публикации (Баранова, Мордак, 2002), давно назрела. Это убедительно показано в работах F. Speta (1982, 1986, 1998).

Приводим краткие номенклатурные цитаты, относящиеся к роду *Prospero* и виду *P. autumnale.*

Род *Prospero* Salisb., 1866, Gen. Pl.: 28, p. p.; Speta, 1982, Veröff. Intern. Clusius-Forsch. 5 : 10; id., 1986, Linzer Biol. Beitr. 18, 2 : 401; id., 1998, Phyton 38, 1 : 115; Мордак и Абдуллаева, 1991, Новости сист. высш. раст. 28 : 25. — *Scilla* subgen. *Euscilla* Baker, 1870, Refug. Bot. App.: 5, p. p.; id., 1873, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 13 : 228, p. p. — *Scilla* sect. *Autumnales* Batt., 1884, in Batt. et Trab. Fl. d'Alger (Monocot.) : 160; Мордак, 1971, Бот. журн. 56, 10 : 1454. — *Scilla* subgen. *Prospero* (Salisb.) Chouard, 1930, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) sér. 2, 2 : 706; id., 1931, Ann. Sci. Nat. (Paris) ser. 10, 13 : 288. — *Scilla* sect. *Prospero* (Salisb.) Grossh., 1935, во Фл. СССР 4 : 372 (cum auct. basion. Baker), p. p., excl. *S. atropatana.*

Лектотип (Speta, 1982, l. c.): *Scilla autumnalis* L. (=*P. autumnale* (L.) Speta).

Мы полагаем, что в роде существует 3 вида, приведенные впервые Baker (1873) (см. выше), а не 11 видов, перечисленных в работе Speta (1998), 8 из которых, по нашему мнению, являются цитотипами *P. autumnale* аналогично таковым *Barnardia japonica* (Ding et al., 1999). Ареал рода *Prospero* не разорванный, как у близкого западносредиземноморско-восточноазиатского рода *Barnardia*, а сплошной и занимает в основном территорию Средиземноморской области, но не в понимании А. Л. Тахтаджяна (1978), а в более широком ее понимании M. Rikli (цит. по: Тахтаджян, 1978) и к тому же с иррадиацией. Наиболее протяженный ареал у *P. autumnale* — от Атлантики (юг Англии, Португалия, Франция) до Каспийского моря (см. карту ареала у Speta, 1986). Остальные 2 вида сугубо средиземноморские, причем *P. obtusifolium* — западносредиземноморский вид, встречающийся в сев.-вост. Испании, на островах Зап. Средиземноморья и в сев.-зап. Африке, а *P. hanburii* — восточносредиземноморский вид, произрастающий в Сирии, Ливане, Израиле и Египте.

P. autumnale (L.) Speta, 1982, Veröff. Intern. Clusius-Forsch. 5 : 4; id., 1998, Phyton 38, 1 : 116; Мордак и Абдуллаева, 1991, Новости сист. высш. раст. 28 : 25. — *Scilla*

Сравнительные признаки биоморф родов *Scilla* s. str., *Prospero* и *Barnardia* на примере *S. siberica*, *P. autumnale* и *B. japonica*

Признаки	Роды		
	Scilla s. str. (*S. siberica*)	*Prospero* (*P. autumnale*)	*Barnardia* (*B. japonica*)
Феноритмотип	Эфемероидный весеннего цветения	Длительновегетирующий позднелетнего цветения	Длительновегетирующий осеннего цветения
Число годичных побегов в луковице	1.5—2	3	3(4)
Способ нарастания годичного побега	Моноподиальный	Моноподиальный	Симподиальный
Общее число чешуй в луковице	9—12	25—40	20—24
Годичный побег			
Число листьев	2—3 (4)	6—8 (10); 8—12 в культуре	6—8
Число низовых чешуй	2—3	1 (2)	—
Число катафиллов	—	(1) 3—5 (7)	—
Число стрелок	2—4	1—3 (4) (до 7 в культуре)	1
	Цветение сразу после появления листьев	Цветение через месяц после окончания вегетации	Цветение через 1—2 недели после появления листьев второго цикла
Общий состав	2—3 низовые + + 2—3 (4) листа + + 2—4 стрелки	1(2) низовые + + 6—8 (10) листьев + + (1) 3—5 (7) катафиллов + + 1—3 (4) стрелки	6—8 листьев + 1 соцветие
Продолжительность малого жизненного цикла, мес.	24—25	15—16	17—18
Корневая система	Однолетняя неветвящаяся без зоны втягивания	Многолетняя ветвящаяся со втягивающей зоной	Многолетняя ветвящаяся со втягивающей зоной

autumnalis L., 1753, Sp. Pl. 1 : 309; Baker, 1873, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 13 : 234; Гроссг., 1935, во Фл. СССР 4 : 373; он же, 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 156; он же. 1949, Опред. раст. Кавк.: 621; Манден., 1941, во Фл. Груз. 2 : 497; Бордз., 1950, во Фл. УРСР, 3 : 206; Ахундов, 1952, во Фл. Азерб. 2 : 172; Мордак, 1971, Бот. журн. 56, 10 : 1455; она же, 1979, во Фл. европ. части СССР 4 : 242; Привалова, 1972. в Опред. высш. раст. Крыма : 89; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 156; Колак.. 1986, Фл. Абх., изд. 2, 4 : 281. — *S. scythica* Kleop., 1939, Журн. Інст. бот. АН УРСР 21—22 : 245. — *Prospero scyticum* (Kleop.) Speta, 1982, l. c.: 13; id., 1998, l. c.: 116.

Описан из Европы («in Hispania, Gallia, Verona»).

В степях, часто на засоленных почвах, на сухих травянистых или каменистых склонах предгорий, в горах среди кустарников, на сухих лугах. — Вост. Европа: Россия (Ростовская обл., окр. ст. Богаевской); Украина (Херсонская обл., в приморской степи, изредка, Крым); Кавказ: Россия (Краснодарский край: близ Ейска, Темрюкский р-н, окр. Майкопа, Северский р-н, от Тамани до Геленджика); Грузия (Абхазия: Пицунда, Южн. Осетия: Цхинвали, Картли: Тбилиси, склоны р. Дабаханки); Азербайджан (Шемаха, Талыш). — Общ. распр.: Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, Израиль, сев. Ирак, ? сев. Иран); Сев. Африка.

Аналогично виду *Barnardia japonica*, *Prospero autumnale* имеет сложный цитотипический состав. Этот, по определению C. C. Ainsworth с соавторами (C. C. Ainsworth et al., цит. по: Martinez, Parker, 1995) «морфовид», дифференцирован по меньшей мере на 11 цитотипов, различающихся трехкратным количеством ДНК на геном с диплоидными отличиями n = 5, n = 6 и n = 7 и основанными на них полиплоидными комплексами. Этот хромосомно полиморфный вид в природе имеет малую морфологическую дифференциацию. В связи с этим встает серьезный вопрос выработки стратегии охраны этого вида. Так, в работе A. Martinez and J. S. Parker (1995) сообщается, что основной единицей Конвенции о сохранении является морфовид. Это положение представляет большую проблему для сохранения организмов, у которых хромосомные различия не комбинируются с морфологическими признаками у таких как *Mus* и *Scilla* (т. е. домашняя мышь и *S. autumnalis*). Авторы ставят вопрос: в пределах морфовида *S. autumnalis* (=*P. autumnale*) какие популяции и где следует сохранять? Так, например, охрана популяций на о-ве Крит сохранила бы 5 рас *S. autumnalis* (3 из них эндемичные), но тогда был бы пропущен A геном, который образовал широко распространенный полиплоидный комплекс в Зап. Европе и Сев. Африке, а также наиболее широко распространенная раса (аутотетраплоид, в настоящее время находящийся под угрозой на его северном пределе).

В отличие от взглядов вышеприведенных авторов, которые рассматривают *Prospero autumnale* как морфовид с многочисленными цитологическими расами, I. Ebert с соавторами (Ebert et al., 1996) имеют иной взгляд на его объем. Эти авторы задаются вопросом: не могут ли хромосомные различия интерпретироваться как свидетельство существенного биологического разнообразия и, следовательно, специализации, которая в то же время не выявляется макроскопическими методами. Далее следует вывод, что, так как внутри *P. autumnale* s. l. в различных популяциях варьирует ширина листа, размер растений, цвет и число цветков, то неудивительно, что популяциям был придан видовой ранг. Приводится 9 видовых названий, в том числе *P. scithicum* (Kleop) Speta и *P. holzmannium* (Heldr.) Speta, отнесенные ранее в синонимы к *Scilla autumnalis* (=*P. autumnale*) в работах Мордак (Мордак, 1971, Mordak, 1984). Мы не можем согласиться с тем, что изменчивость ширины листьев, размер растений, окраска и число цветков у растений разных популяций могут служить основанием для признания этих популяций самостоятельными видами, так как перечисленные выше признаки не являются константными. С другой стороны, мы полагаем, что *P. hanburii* (Baker) Speta не следует включать в состав *P. autumnale* s. l., так как согласны с N. Feinbrun-Dothan (1986), которая считает *Scilla hanburii* (=*P. hanburii*) самостоятельным видом.

Биоморфология *Prospero autumnale*

Первым, кто детально изучил вегетативные органы рода *Scilla* s. l. и использовал их признаки в систематике для разграничения таксонов, был P. Chouard (1930, 1931). Он выделил в роде *Scilla* подрод *Prospero* на основании многих признаков: наличие в луковице временных влагалищ и одной низовой чешуи в годичном цикле (цикл состоит из 1—3 влагалищ, 4—8 листьев и 1 низовой чешуи), чешуи луковицы широко охватывающие, наружные сухие чешуи многочисленные; корни многолетние ветвящиеся; прицветники отсутствуют; стрелка прямостоячая (имеется в виду при плодах), расположена сбоку от пучка листьев; цветение осеннее; проростки надземные с удлиненным влагалищем семядоли. Эти признаки с дополнениями и уточнениями использовались всеми последующими авторами.

Chouard (1931) считал, что временные влагалища (т. е. катафиллы) появляются в момент выхода стрелки из луковицы в еще сухой период года и исчезают с появлением листьев в период осенних дождей. Следует заметить, что на гербарных экземплярах катафиллы чаще присутствуют при листьях, чем при стрелках. Именно этим фактом объясняется ошибка на рисунке в работе Мордак (1970), где показано, что длинные концы катафиллов охватывают не стрелку, а пучок листьев. Катафиллы, по мнению Мордак, являются переходной формой от специализированных низовых чешуй к листьям, у которых пластинка листа редуцирована. Ею отмечены также признаки ксероморфизма в анатомическом строении листа и эпидермы *S. autumnalis*.

Speta (1986) провел сравнительный анализ всех существенных признаков *Scilla* s. str., *Barnardia* и *Prospero* (морфология семян, тип их прорастания, строение стрелки, морфология пыльцевого зерна, форма завязи и число семяпочек, число хромосом, состав годичного побега и т. д.) и представил их в таблице. Наряду с этим он привел схемы строения луковиц и годичных побегов представителей 3 родов.

Одной из задач настоящей работы было изучение феноритмотипа и динамики формирования вегетативной сферы *P. autumnale* ранее не исследованных, а также сравнение этих признаков с таковыми у родственных таксонов *Barnardia* и *Scilla*, на примере изученных видов *B. japonica* и *S. siberica*.

Исследование выполнено на живых растениях *P. autumnale* из коллекции луковичных Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Растения были собраны в Крыму, на мысе Мартьян (Е. В. Мордак, 1968 г.), на Кавказе: п-ов Тамань (Т. Н. Попова, 1989 г.) и в окрестностях пос. Геленджик (О. В. Алексеева, 2002 г.), а также выращены из семян, полученных из Ботанического сада Берлин-Далема (Германия) в 1971 г. Для привлечения дополнительных данных были проанализированы гербарные сборы, хранящиеся в Гербарии БИН (LE).

Prospero autumnale — многолетнее луковичное растение с узкими (0.2—0.4 см шир.) линейными темнозелеными листьями в числе 6—8 (10), собранными в приземную розетку. Стрелок 1—3 (в культуре до 7), (4) 18—20 см выс., каждая несет рыхлую цилиндрическую кисть с 10—30 мелкими звездчатыми сиреневаторозовыми цветками. Луковица широко-конусовидная (1.8—2.5 см выс., 2.5—3.5 см в диам.) полутуникатная. Корневая система придаточная, корни многолетние, ветвящиеся в нижней половине, при основании со втягивающей зоной.

По феноритмотипу *P. autumnale*, согласно классификации И. В. Борисовой (1965), можно отнести к длительновегетирующим зимнезеленым растениям с летним покоем и летним цветением (рис. 1, *B*, *II*). Их можно назвать озимыми, поскольку цикл их развития начинается с осени. В коллекции БИН РАН растения выращивались в холодной оранжерее при температуре 3—5 °С в зимний период. В этих условиях ритм развития *P. autumnale* согласуется с ритмом развития в природных местообитаниях, как это описывается в работе P. Beauvais и J. Touffet (1982). Вегетация растений начинается в конце августа—начале сентября и продолжается до мая—июня следующего года (9—10 мес.). После завершения вегетации растения вступают в период покоя. Цветут *P. autumnale* в июле—августе, когда период покоя заканчивается. Незадолго до начала цветения из шейки луковицы появляются пленчатые зеленеющие верхушки катафиллов. Длина их иногда достигает 10 см, а иногда они едва видны у основания соцветий в шейке луковицы. Период их вегетации краток и они засыхают вскоре после начала цветения растения.

После плодоношения стрелки засыхают, но не полегают, как у эфемероидных видов *Scilla* s. str., а сохраняют вертикальное положение за счет механических тканей, окружающих кольцом их проводящие пучки. Розетка листьев нового побега появляется к концу цветения. Размножаются растения семенами, давая обильный самосев. Формирование луковиц-деток наблюдается редко.

Взрослые особи *P. autumnale* представляют собой систему моноподиально сочлененных монокарпических побегов, последовательно сменяющих друг друга. Луковица зрелого растения составлена побегами 3 годичных циклов. Границами между ними служат остатки стрелок прошлых лет.

Каждый годичный побег включает укороченную осевую часть — донце, на котором расположены чешуи разных типов: 1(2) специализированные низовые, 6—8(10) зеленых листьев, влагалища которых становятся запасающими чешуями, и (1)3—5 катафиллов, в пазухах которых расположены цветочные стрелки (рис. 2).

Ежегодно в луковице *P. autumnale* формируется 1 монокарпический побег. Он развивается в почке возобновления на верхушке донца луковицы. Почка закладывается в конце апреля—мае у основания зачатка последнего соцветия побега предшествующей генерации. В первый год в почке на апексе будущего побега формируются низовые чешуи и листья. Зачатки листьев по мере заложения растут в длину и к сентябрю, когда в почке сформированы все или почти все вегетативные органы нового побега, начинается их вегетация. В этот период в ткани молодого донца идет заложение новых придаточных корней. С конца марта следующего года они начинают активно расти и функционируют наряду с корнями прошлых лет. Вегетация продолжается в течение зимних и весенних месяцев.

К июню листовые пластинки постепенно засыхают и сухими сохраняются на растении. Влагалища листьев разрастаются в ширину и заполняются питательными веществами. Низовые чешуи и катафиллы также становятся запасающими. С этого времени чешуи разные по происхождению отличаются друг от друга исключительно по ширине оснований. Наиболее широкие основания имеют низовые и листовые чешуи — они охватывают луковицу на 2/3 или на 1/2 длины ее окружности. Основания катафиллов значительно у́же (рис. 3). К концу вегетации запас питательных веществ в луковице достигает максимума. Как показали исследования P. Beauvais и J. Touffet (1982), вес луковиц в этот период в 3—3.5 раза превышает их вес в сравнении с осенне-зимними месяцами.

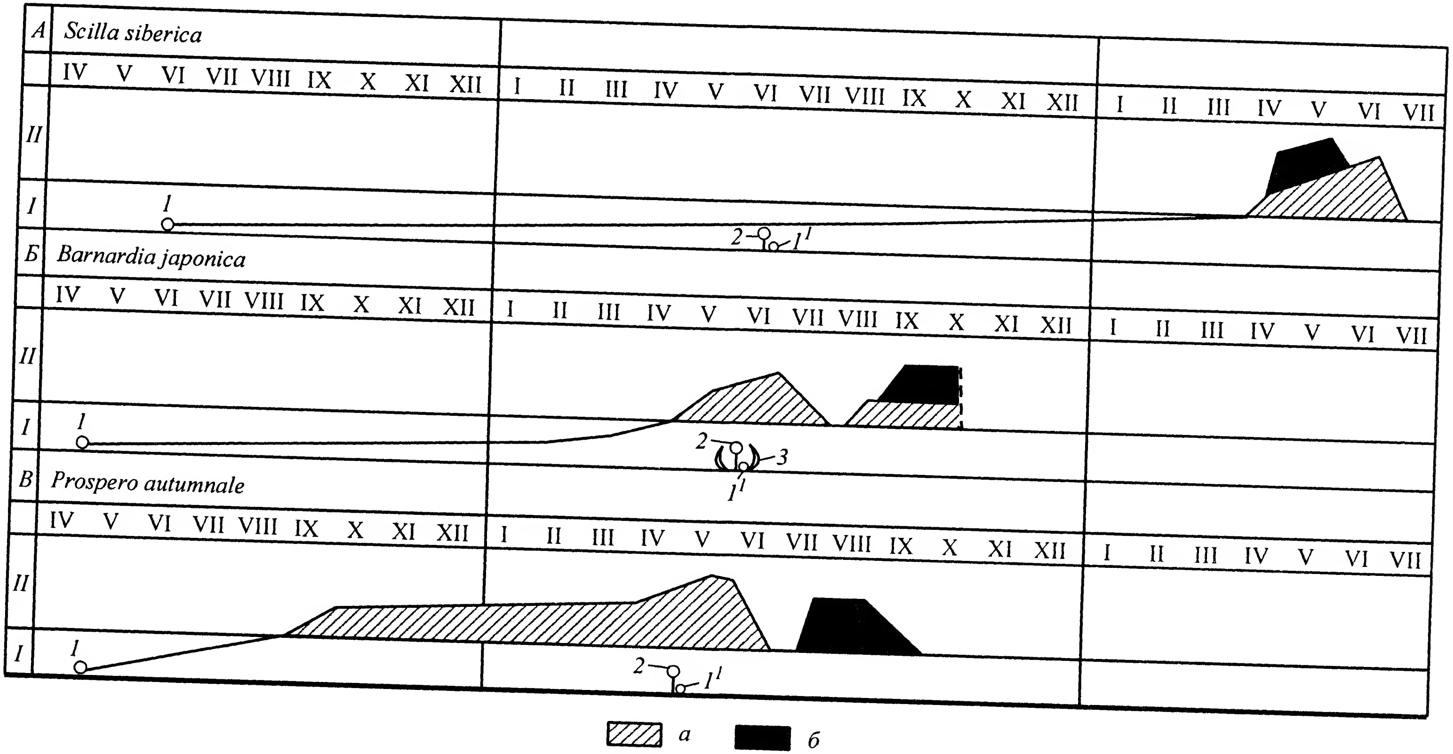


Рис. 1. Продолжительность жизненного цикла годичного побега *Scilla siberica* (*А*), *Barnardia japonica* (*Б*), *Prospero autumnale* (*В*).

I — подземное развитие (в луковице), *II* — надземное развитие (феноспектр). *1* — почка возобновления побега «n» порядка, 1^1 — почка возобновления побега «n + 1» порядка, *2* — зачаток соцветия, *3* — листья второго листового цикла. *а* — вегетация, *б* — цветение.

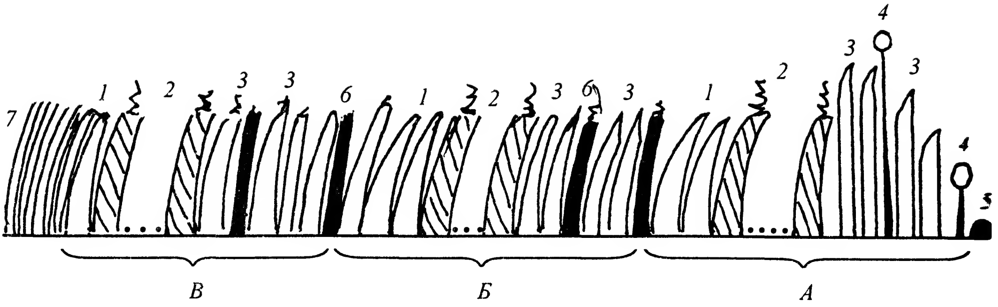


Рис. 2. Схема строения луковицы *Prospero autumnale* (июль, 2001 г.).

А, *Б*, *В* — годичные побеги 2001, 2000, 1999 гг. соответственно. *1* — низовые чешуи, *2* — листовые чешуи, *3* — катафиллы, *4* — стрелки, *5* — почка возобновления — побег 2002 г., *6* — сухие стрелки прошлых лет, *7* — сухие покровные чешуи.

В период активной вегетации листьев, в апреле, через год после заложения почки возобновления, в ней закладывается первый катафилл, а в его пазухе первое соцветие (рис. 4). Вслед за первым соцветием появляется второе и т. д., каждое в пазухе «своего» катафилла. Однако число катафиллов нередко превышает число заложившихся соцветий. При заложении нескольких соцветий процесс их формирования достаточно «растянут» по времени. Также «растянут» и период цветения, который продолжается с начала июля до середины сентября. Так, например, к началу цветения первого соцветия (начало июля) второе соцветие находится в стадии бутонов и только появилось из шейки луковицы, высота третьего соцветия составляет 0.8 см, а четвертого — 0.3 см. Последние два соцветия находятся еще в луковице. Четвертое соцветие в этот период представляет собой конус с недифференцированными бугорками будущих цветков. Формирование его цветков закончится к началу сентября.

Периоду цветения предшествует период покоя. Он начинается после завершения вегетации и продолжается 3—4 недели (июнь—июль) до появления зеленеющих верхушек катафиллов и соцветий. К концу цветения последнего соцветия из шейки луковицы появляется розетка зеленых листьев нового побега. Она занима-

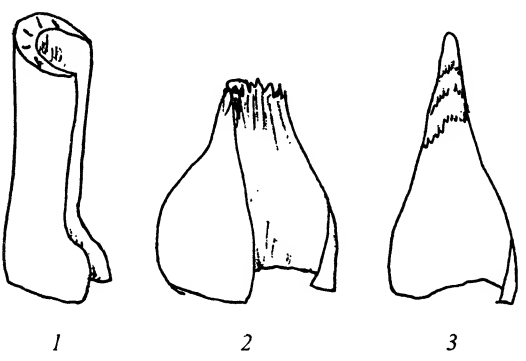


Рис. 3. Чешуи луковицы *Prospero autumnale*.

1 — влагалище вегетирующего листа, *2* — влагалище листа после окончания вегетации, *3* — катафилл.

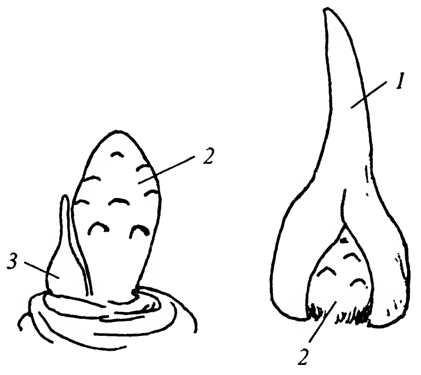


Рис. 4. Заложение первого соцветия в луковице *Prospero autumnale* (апрель, 2001 г.) (чешуи луковицы удалены).

1 — первый катафилл, *2* — конус первого соцветия с бугорками будущих цветков, *3* — зачаток второго катафилла.

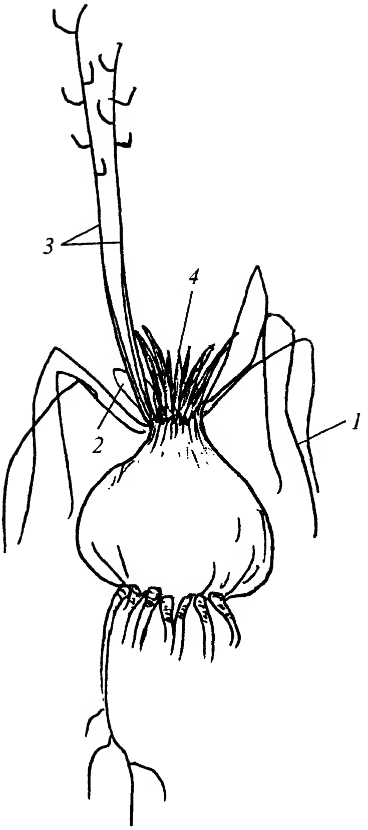


Рис. 5. Луковица *Prospero autumnale* (август, 2001 г.).
1 — сухие листья прошлой вегетации, *2* — сухая верхушка катафилла, *3* — стрелки, *4* — молодые листья побега новой генерации.

ет центральное положение, а стрелки, окруженные пленчатыми сухими верхушками катафиллов, «сдвигает» в сторону (рис. 5).

С окончанием цветения и плодоношения завершается малый жизненный цикл монокарпического побега. Он охватывает период от заложения почки возобновления до отмирания надземных органов и составляет у *P. autumnale* 15—16 мес. (рис. 1, *B*). Однако после завершения вегетации и цветения в луковице сохраняется осевая часть побега данной генерации, его чешуи и корневая система. Они сохраняются еще в течение двух лет, пока не истощится запас чешуй и они не окажутся снаружи луковицы в виде сухих пленок, как и засохшая часть донца. Продолжительность жизни монокарпического побега одной генерации — большой жизненный цикл (онтогенез побега) — составляет у *P. autumnale* около 40 мес.

Характеризуя биоморфу *P. autumnale* можно отметить, что это длительновегетирующее зимнезеленое летнецветущее с кратким летним периодом покоя поликарпическое луковичное растение с полутуникатной многочешуйной луковицей, представляющей собой систему моноподиально сочлененных монокарпических побегов 3 генераций.

Изучение феноритмотипа, структуры вегетативного аппарата и динамики его формирования у *P. autumnale* позволило провести сравнительный анализ выявленных признаков и особенностей с признаками исследованных ранее представителей близких родов *Scilla* s. str. (Мордак, 1970, 1971) и *Barnardia* (Баранова, Мордак, 2002) для определения эволюционных связей между ними.

Представители 3 родов различны по феноритмотипу. Так, феноритмотипы *B. japonica* и *P. autumnale* характеризуются длительной вегетацией, осенним и летним цветением и кратким периодом покоя, тогда как виды *Scilla* — эфемероиды с весенним сроком цветения и длительным периодом покоя. Эфемероидный феноритмотип сформировался как следствие возрастающей континентальности климата, что привело к резко выраженной сезонности. Сокращение периода вегетации способствовало повышению интенсификации процессов роста и отмирания у растений.

Prospero autumnale — зимнезеленое растение. Возможно, зимнезеленым по своей природе является и *B. japonica*, однако при выращивании растений в открытом грунте в С.-Петербурге ее вегетация прерывается осенними заморозками. Длительность вегетации, включая и зимние месяцы, свидетельствует о том, что становление и распространение обоих родов проходили в условиях достаточно мягкого и влажного климата.

С феноритмотипом связаны структура луковиц и особенности формирования годичного побега. Луковицы длительно вегетирующих видов состоят из чешуй 3 (*P. autumnale*) и 4 (*B. japonica*) годичных побегов последовательных генераций. Луковицы эфемероидных видов *Scilla* имеют в составе не более 2 годичных побегов.

У длительновегетирующих видов процесс формирования побега от заложения почки возобновления до завершения развития репродуктивных органов идет одновременно с ростом листьев и вегетацией. Элементы побега после заложения продолжают рост и развитие практически до периода покоя. В этой связи малый жизненный цикл побега проходит за более короткий срок в сравнении с эфемероидами и составляет у *B. japonica* 17—18 мес. (рис. 1, *Б*), а у *P. autumnale* — 15—16 мес. У эфемероидной *S. siberica* формирование годичного побега полностью проходит в луковице в период покоя, и вегетация растений начинается лишь после полного завершения его формирования и окончания периода покоя. В результате продолжительность малого жизненного цикла годичного побега у эфемероидов, в частности, у *S. siberica*, составляет не менее 24—25 мес. (рис. 1, *А*).

Каждый годичный побег характеризуется определенным числом метамеров, типом чешуй его слагающих, продолжительностью жизни его осевой части в сравнении с чешуями, способностью формировать пазушные почки, особенностью корневой системы и т. д. Эти признаки достаточно стабильны для представителей многих родов луковичных растений и могут служить показателями уровня специализации вегетативной сферы. Признаками более низкой организации побеговой структуры у луковичных растений служит наибольшее число годичных побегов в луковице, многометарность побега и, как следствие, многочешуйность луковицы, отсутствие специализированных чешуй, бóльшая продолжительность жизни осевой части в сравнении с чешуями, слабая меристематическая активность пазушных меристем, формирование многолетних и ветвящихся корней (Баранова, 1999). Сравнительный анализ представителей 3 родов показал (см. таблицу), что этим условиям отвечают как *B. japonica*, так и *P. autumnale*. Между тем, отсутствие специализированных чешуй и наличие резида у зрелых луковиц *B. japonica* свидетельствуют о более низкой организации побеговой структуы *Barnardia* в сравнении с *Prospero*. По структуре луковицы *B. japonica*, как мы отмечали ранее (Баранова, Мордак, 2002), во многом сходна с наиболее примитивными по строению луковичными растениями сем. *Hyacinthaceae*, произрастающими в Южной и Юго-Восточной Африке, такими как представители родов *Drimiopsis*, *Eucomis*, *Ledebouria* и др. С представлением о более низком эволюционном уровне *Barnardia* согласуется и ее реликтовый ареал. Особенности строения вегетативного аппарата эфемероидных видов *Scilla* s. str. — 2 годичных побега в луковице, не более 2—3 листьев, наличие низовых, специализированных чешуй и однолетних неветвящихся корней — напротив, дают основание считать их значительно более продвинутыми в эволюционном отношении в сравнении с двумя предыдущими родами.

Следует отметить также в качестве специализированного признака у видов *Scilla* наличие 2 типов функционально различных корней. Это контрактильные сочные и толстые корни, формирующиеся в первые годы жизни растения и втягивающие молодую луковицу на определенную глубину. При переходе растения к цветению их существование прекращается и заменяется тонкими однолетними всасывающими корнями. В то время как у видов *Barnardia* и *Prospero* многолетняя корневая система совмещает функции всасывания и втягивания на протяжении всего онтогенеза особи. Причем контрактильные зоны расположены в срединной и апикальной частях всасывающих корней.

Близость родов *Prospero* и *Barnardia* впервые заметил Chouard (1931), когда предположительно отнес *Scilla numidica* (=*Barnardia numidica*) к своему подроду *Pro-*

spero, подчеркнув однако, что у *S. numidica* стрелка охватывается листьями (а не «временными влагалищами»). Мордак (1974), исследуя род *Scilla* на территории бывшего СССР, пришла к выводу, что «обе олиготипные секции *Stellares* (=*Barnardia*) и *Autumnales* (=*Prospero*), объединяющие наиболее древние из изученных видов, морфологически и кариологически резко обособлены от секции *Scilla* (=*Scilla* s. str.), но между собой близки». *Scilla* s. str., в нашем понимании, соответствует объему секции *Scilla* (Мордак, 1971, 1979) или подроду *Scilla* (Мордак, 1984), но не *Scilla* s. str., в понимании Speta (1998), который сократил этот род до типового вида *S. bifolia*, присоединив к нему самостоятельный род *Chionodoxa*, после чего список видов со всеми их синонимами, которые Speta считает самостоятельными видами, достигает 30.

Виды *Scilla* в пределах бывшего СССР вместе с близкими видами сопредельных территорий образуют, согласно Мордак (1974), очаги современного видового разнообразия: средиземноморский, кавказско-переднеазиатский и среднеазиатский, которые объединены одной областью происхождения и развития этих видов — областью Древнего Средиземья.

Согласно нашим исследованиям, наиболее древним из 3 сравниваемых родов является *Barnardia*, представители которого относятся к древнему мезофильному флористическому комплексу. Близкий к *Barnardia* род *Prospero*, в процессе эволюции приспособившийся к засушливым условиям, относится к ксерофильному флористическому комплексу. Возможно, что катафиллы, появившиеся у *P. autumnale*, есть не что иное, как рудименты летних листьев предковых форм, которые наблюдаются и у *Barnardia japonica*. Эфемероидные же виды *Scilla* связаны с мезофильными неморальными флористическими комплексами, т. е. с лесными местообитаниями и их дериватами. Виды этого рода, в отличие от двух первых, эволюционно более продвинуты.

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 00-04-49048 и № 02-04-59788).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. В. Особенности строения и формирования луковиц у некоторых представителей семейства *Liliaceae*, произрастающих в Африке // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 12. С. 1696—1708.

Баранова М. В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). СПб., 1999. 227 с.

Баранова М. В., Мордак Е. В. К систематике и биоморфологии рода *Barnardia* (*Hyacinthaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 116—125.

Борисова И. В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Тр. Бот. ин-та. АН СССР. Сер. III (геоботаника). 1965. Вып. 17. С. 64—99.

Гроссгейм А. А. Пролеска — *Scilla* L. // Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 4. С. 369—379.

Мордак Е. В. Пролески Советского Союза. I. Морфолого-анатомические признаки и их таксономическое значение // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 9. С. 1247—1260.

Мордак Е. В. Виды *Scilla* Советского Союза. II. Систематика и география // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 10. С. 1444—1458.

Мордак Е. В. Род *Scilla* L. во флоре СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 22 с.

Мордак Е. В. Пролеска — *Scilla* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 240—243.

Мордак Е. В., Захарьева О. И., Баранова М. В. О виде *Scilla atropatana* Grossh. (*Hyacinthaceae*) и его родовой принадлежности // Новости сист. высш. раст. Л., 1989. Т. 26. С. 39—46.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Baker J. G. Revision of the genera and species of *Scilleae* and *Chlorogaleae* // J. Linn. Soc. London (Bot.). 1873. Vol. 13. P. 209—292.

Beauvais P., *Touffet J.* Evolution Phenologique et Biochimique de *Scilla autumnalis* L. dans les Pelouses du Massif de Paimpont (Bretagne) // Bot. Rhedonica. 1982. Ser. A. N 17. P. 33—46.

Chouard P. Révision de quelques genres et sousgenres de Liliaceés bulbeuses d'après le dévéloppement de l'appareil végétatif (*Scilla*, *Endymion*, *Hyacinthus*) // Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), sér. 2.1930. T. 2. P. 698—706.

Chouard P. Types de dévéloppement de l'appareil végétatif chez les Scillées // Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 10.1931. T. 13. P. 131—323.

Ding K., *Ge S.*, *Yu Zh.*, *Hong D.* Allozyme variation on the diploid (Agenome) populations of *Scilla scilloides* (*Hyacinthaceae*) // Plant Syst. Evol. 1999. Vol. 218. N 1—2. P. 23—31.

Ebert I., *Greilhuber J.*, *Speta F.* Chromosome banding and genome size differentiation in *Prospero* (*Hyacinthaceae*): diploids // Plant Syst. Evol. 1996. Vol. 203. N 1—2. P. 143—177.

Feinbrun-Dothan N. Alismataceae to *Orchidaceae* // Flora Palaestina. Jerusalem, 1986. Pt 4. 462 p.

Martinez A., *Parker J. S.* Biodiversity and conservation: a role for the chromosomes / Ed. by P. E. Brandham, M. D. Bennet. Kew Chromosome Conference IV. P. 1—7.

Mordak E. V. Scilla L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 214—224.

Persson K., *Wendelbo P.* Taxonomy and cytology of the genus *Hyacinthella* (*Liliaceae — Scilloideae*) with special reference to the species in S. W. Asia. Part I // Candollea. 1981. Vol. 36. P. 513—541.

Salisbury R. A. The genera of plants. London, 1866. 143 p.

Speta F. Die Gattung *Scilla* L. s. str. und *Prospero* Salisb. in Pannonischen Raum. Veröff. Intern. Clusius—Forschungsgesellschaft Güssing. Heft 5. Güssing, 1982. S. 1—19.

Speta F. Zwiebeln-versteckte Vielfalt in einfacher Form // Linzer Biol. Beitr. 1984. Jahrg. 16. Heft 1. S. 3—44.

Speta F. Über die Herbstblühenden Scillen des Mittelmeerraumes // Linzer Biol. Beitr. 1986. Jahrg. 18. H. 2. S. 399—416.

Speta F. Systematische Analyse der Gattung *Scilla* L. s. l. (*Hyacinthaceae*) // Phyton (Austria). 1998. Vol. 38. Fasc. 1. P. 1—224.

SUMMARY

A brief taxonomic characteristic of the genus *Prospero* and its species *P. autumnale* (*Scilla autumnalis*), with their ranges of distribution are given. The data on cytotypic constitution of the species *P. autumnale* are also presented, and some problems of its volume and relationships are discussed. The structure of vegetative organs and ontogenesis of the monocarpic shoot are studied in detail. Comparative characteristics of the biomorpha of *Prospero*, *Barnardia* and *Scilla* and their phenorythmotypes are given.

УДК 582.579.2 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© А. Д. Михеев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *CROCUS* (*IRIDACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

A. D. MIKHEEV. THE CHECK-LIST OF CAUCASIAN *CROCUS* SPECIES (*IRIDACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Теле/факс (87933)21762
E-mail: stbot@yandex.ru

Поступила 1.03.2004

Приводится конспект рода *Crocus* флоры Кавказа, включающий 11 видов. Дан ключ для их определения.

Ключевые слова: *Crocus*, *Iridaceae*, Кавказ.

Работа основана на материалах Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), собственных сборах, а также результатах культивирования некоторых видов, взятых в природе, в условиях г. Пятигорска и литературных данных. Географическое распространение видов указывается в соответствии с районированием, приведенным в работе Ю. Л. Меницкого (1991).

Crocus L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Цветки появляются весной . . . . 2.

— Цветки появляются в конце лета или осенью . . . . 5.

2. Чешуи клубнелуковицы сетчато-волокнистые. Околоцветник голый; доли его от белых до лиловых, наружные с тремя пурпурными полосками на наружной стороне . . . . 5. *C. reticulatus*.

— Чешуи клубнелуковицы кожистые, отделяющиеся при основании кольцеобразной части . . . . 3.

3. Кольцеобразная часть чешуй клубнелуковицы зубчато-реснитчатая. Околоцветник желтовато-белый до фиолетового, бородчатый; доли его с фиолетовыми полосками на спинке . . . . 7. *C. tauricus*.

— Кольцеобразная часть чешуй клубнелуковицы гладкая, без зубцов. Околоцветник сине-фиолетовый . . . . 4.

4. Наружные доли околоцветника туповатые, внутренние тупоокругленные, все темно-фиолетовые, с черно-фиолетовыми перистыми полосками на спинке . . . . 8. *C. artvinensis*.

— Все доли околоцветника продолговато-ланцетные, островатые; околоцветник в зеве золотисто-желтый, его доли с полосками или без них . . . . 6. *C. adamii*.

5. Цветок фиолетовый или голубой . . . . 6.

— Цветок белый, желтый или оранжевый . . . . 9.

6. Цветок крупный, отгиб околоцветника 4—6 см дл., в зеве бледнее. Листья до 7 мм шир. . . . . 10. *C. speciosus*.

— Цветок менее крупный, отгиб околоцветника 2.5—3 см дл. Листья более узкие . . . . 7.

7. Цветок синий или фиолетовый, с бородкой внутри; доли его острые или островатые . . . . 8.

— Цветок бледно-голубой; доли околоцветника туповатые, с 3 более темными продольными полосками . . . . 11. *C. polyanthus*.

8. Цветок целиком фиолетовый с небольшой бородкой внутри. Растение Абхазии . . . . 4. *C. autranii*.

— Цветок в зеве золотисто-желтый; доли околоцветника с полосками или без них . . . . 6. *C. adamii*.

9. Цветок ярко-оранжевый, в зеве без бородки . . . . 1. *C. scharojanii*.

— Цветок желтый или белый . . . . 10.

10. Листья и цветки появляются одновременно. Трубка околоцветника желтоватая, доли отгиба белые, зев золотистый. Влагалища широкие, кожистые . . . . 9. *C. caspius*.

— Листья развиваются весной на следующий год после цветения . . . . . . 11.

11. Цветок белый или кремовый, в зеве бородчатый, доли его оттянуто-заостренные, острые или островатые . . . . 2. *C. vallicola*.

— Цветок желтый; доли его туповатые до острых. (Гибриды между *C. vallicola* и *C. scharojanii* с промежуточными морфологическими признаками) . . . . 3. *C.* × *suworovianus*.

1. *Crocus scharojanii* Rupr., 1868, in Gartenflora, 5, 17 : 134.

Описан с Западного Кавказа («...in Lande der Abadsechen, im Quellen gebite der Bjelaja, in der Nähe des hohen Berges Oschten, in einer Höhe von beinahe 1100 Toisen.»). Лектотип (Михеев, hoc loco): «В верховьях р. Белой. П. Шароян. Август 1865 (около 7000′)». (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ, Карт.-Ю. Ос.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

2. *C. vallicola* Herb., 1845, Edward's Bot. Reg. 31, Misc.: 2.

Описан из северо-восточной Турции («...in convalle monticulosa alpium Trapezunticarum ad pedes vallis orientalis summae in monte Koulak Dagh dicto, ad hospitio primo in cacumine plus horae unius itineris spatio a pago Stauros dicto accidenti», X 1843, Kotschy»; ibid., X 1844, Cartwright»).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.

Юго-Западная Азия (сев.-вост. Турция).

3. *C.* ×*suworowianus* K. Koch, 1848, Linnaea, 21 : 633. — *C. kotschianus* K. Koch subsp. *suworowianus* (K. Koch) B. Mathew, 1980, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 38 : 393. — *C. karsianus* Fomin, 1909, в Фомин и Воронов, Опред. раст. Кавк. и Крыма, 1 : 292.

Описан из Грузии («...von Fürst Konstantin Suworoff erhilt ich dieselbe Art aus Letschkum»). Тип неизвестен.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Тер.; ЦЗ: Инг.-Рион., Карт.-Ю. Ос.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.

Юго-Западная Азия (сев. и центр. Турция).

Примечание. *C. suworowianus* K. Koch, очевидно, представляет собой гибрид между *S. vallicola* Herb. и *C. scharojanii* Rupr., так как обладает промежуточными признаками между этими видами, приближаясь то к одному, то к другому виду и встречается практически везде, где эти два вида обитают совместно. Такое же мнение было высказано В. С. Ябровой (1947) и Н. И. Шориной (1979). *C.* × *suworowianus* в качестве подвида должен приводиться в качестве типового, т. е. *C.* × *suworowianus* K. Koch subsp. *suworowianus*, а не как у B. Mathew, цит. соч. (*C. kotschianus* K. Koch subsp. *suworowianus* (K. Koch) B. Mathew), поскольку *C.* × *suworowianus* K. Koch был описан раньше (1848), чем *C. kotschianus* K. Koch (1853). *C. karsianus* Fomin на территории Кавказа пока не отмечен, несмотря на предположение А. А. Гроссгейма (1940 : 202) о возможном его нахождении в приграничных с Турцией районах. B. Mathew (l. c.) принимает *C. karsianus* за синоним *C.* × *suworowianus*, с чем, на наш взгляд, следует согласиться.

4. *C. autranii* Albov, 1893, Bull. Herb. Boiss. 1, 5 : 242.

Описан из Абхазии: «...in pratis alpinis montium calcareorum Abchasiae (mons Czipshira, alt. 7000 ped.»). Лектотип (Михеев, hoc loco): «Бзыбский хребет, уроч. Хоу близ Чипшира, 2000 м, № 552. 2 окт. [1893]. N. Alboff». (LE!, iso. G).

ЗЗ: Абх.

Эндемик.

Примечание. Мы не видели какого-либо другого материала по этому виду, кроме типового, хранящегося в LE.

5. *C. reticulatus* Stev. ex Adams, 1805, in Weber et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 45; B. Mathew, 1982, The Crocus: 72, quoad subsp. *reticulatus*. — *C. variegatus* Hoppe et Hornsch., 1818, Tagebuch : 187.

Описан с Кавказа («Floret prime ad lineam Caucasicam»). Лектотип: (Михеев, hoc loco): «...ad lineam Caucasicam. Steven» (LE!).

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг.; СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Абх.

Центр., Юго-Вост., Вост. (юг) Европа, Юго-Зап. Азия (центр. и южн. Турция).

6. *C. adamii* J. Gay, 1831, Bull. Sci. Nat. Geol. 25 : 319. — *C. biflorus* Mill. var. *adamii* (J. Gay) Trautv., 1859, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. Pétersb. 17 : 330. — *C. biflorus* subsp. *adamii* (J. Gay) B. Mathew, 1982, The Crocus : 83. — *C. biflorus* auct. non Mill.: Wendelbo et B. Mathew, 1975, in Rech. f., Fl. Iran., 112 : 5, p. p. — *C. geghartii* Sosn., 1949, Тр. Бот. сада АН Арм. ССР, 2 : 8.

Описан из Крыма и Грузии («...in Tauria et Iberia»).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Йорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ; ЮЗ: Тал.

Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Сев. Иран).

Примечание. По свидетельству Э. Ц. Габриэлян (2000 : 115), А. А. Ахвердовым и Н. В. Мирзоевой в Армении собраны образцы этого вида, цветущие осенью.

7. *C. tauricus* (Trautv.) Puring, 1900, Acta Horti Bot. Univ. Jurjev. 1 : 194. — *C. biflorus* Mill. var. *tauricus* Trautv., 1859, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. Pétersb. 17 : 331. — *C. vernus* auct. non Hill: M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 28.

Описан из Крыма: «...in der Krym beobachtet vorden ist».

СЗЗ: Анап.-Гел.

Юго-Вост. Европа (Крым).

8. *C. artvinensis* (Philippow) Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 248. — *C. biflorus* var. *artvinensis* Philippow, 1917, Бот. каб. и бот. сад Никит. Импер. сада, 5 : 26. — *C. biflorus* Mill. subsp. *artvinensis* (Philippow) B. Mathew, 1982, The Crocus : 84.

Описан из сев.-вост. Турции («...supra Lomaschen, distr. Artvin, prope Batum. 11.1.[19]10, Andronaki»). Тип (? TBI).

ЗЗ: ?Адж. (гора Хино-Сарбиела).

Указан для ЮЗ: Нах. (Гроссгейм, 1940 : 204: Рзазаде, 1952 : 212).

Юго-Зап. Азия (Сев.-Вост. Турция).

Примечание. По мнению А. А. Дмитриевой (1980 : 155), образец, собранный ею в Аджарии, не может быть достоверно определен.

9. *C. caspius* Fisch. et C. A. Mey., 1838, in Hohen., Bull. Soc. Nat. Moscou, 11 : 252.

Описан из Талыша («Crescit in pratis prope pagum Sialakenti in vicinitate castelli Lenkoran et prope pagum Astara». Лектотип (Михеев, hoc loco): «In pratis prope pagum Sialakenti in vicinitate castelli Lenkoran et prope ruinas urb. Astara. Oct. [1836] Hohenacker» (LE!).

Т. (Ленкорань, Астара).

Юго-Западная Азия (сев.-зап. Иран).

10. *C. speciosus* M. Bieb., 1798, Tabl. Prov. Casp. Appendix : 111; id., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 27; B. Mathew, 1982, The Crocus: 111, quoad subsp. *speciosus.*

Описан с Восточного Кавказа («...copiosissimus in collibus, agris, pascuis» [in prov. Casp. Terek, Kour]). Местонахождение типового материала неизвестно.

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., ЦК: В. Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ерев., Занг., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЮЗЗ: Месх. (Шхиян А. С., 1969, 2 : 327).

Юго-Вост. Европа (Крым); Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Иран);

11. *C. polyanthus* Grossh., 1936, Тр. Бот. инст. Азерб. фил. АН СССР, 2 : 251.

Описан из Азербайджана (Талыш). Тип: «Зувандский район (в горном Талыше), близ с. Космальян. А. Гроссгейм и Рза Рзаев». (? ВАК).

Т.

Эндемик.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность Т. В. Егоровой за просмотр и правку всей рукописи, а также неоднократные консультации по трактовке статей Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49788).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габриэлян Э. Ц. Род *Crocus* L., Шафран // Флора Армении. Lichtenstein, 2001. Т. 10. С. 111—115.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. Тбилиси, 1980. Т. 2. 280 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Рзазаде Р. Я. Crocus L. // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 2. С. 210—214.

Шорина Н. И. Строение ценопопуляций шафрана Шарояна и шафрана долинного в субальпийском и альпийском поясах Западного Закавказья // Исследование состава и изменчивости флоры и растительности. М., 1979. С. 50—70, 135—140.

Шхиян А. С. Crocus L. // Определитель растений Грузии. Тбилиси, 1969. Ч. 2. С. 327.

Яброва В. С. О промежуточных формах *Crocus scharojanii* Rupr. и *C. vallicola* Herb. // Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси, 1947. Вып. 13. С. 10—13.

Mathew B. Crocus L. // Ed. by P. H. Davis. Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 413—438.

SUMMARY

The check-list of the genus *Crocus* of the Caucasian flora is presented, comprising 11 species. The key for the species determination is given.

УДК 582.669.2 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© Г. А. Лазьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) ИЗ ИРАКА

G. A. LAZKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) FROM IRAQ

Биолого-почвенный институт НАН КР, Лаборатория флоры, Гербарий (FRU)
720071 Киргизия, Бишкек, пр. Чуй, 265
Поступила 10.02.2004

Описан новый вид *Silene assyriaca* из Ирака, близкий к *S. pseudoatocion* Desf.
Ключевые слова: *Caryophyllaceae*, *Silene*, Ирак, новый вид.

При изучении материала по роду *Silene* L. из Ирака был обнаружен интересный вид с вздутыми, даже вовремя цветения, чашечками, близкий к *S. pseudoatocion* Desf. Образец этого вида, хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), был собран J. Bornmüller. Судя по этикетке, данное растение сначала предполагалось описать в качестве нового вида *S. assyriaca* Hausskn. et Bornm., но затем оно было принято за теневую разновидность *S. atocion* Jacq. (= *S. aegyptiaca* L. fil.) (Bornmüller, 1911). От последнего вида данное растение хорошо отличается вздувающимися во время цветения чашечками и невыемчатыми на верхушке лепестками без зубцов по краю лепестка. Сходные лепестки имеет близкий вид *S. pseudoatocion* Desf., а также *S. cryptoneura* Stapf. (материал по этому виду предоставил автору Dr. B. Oxelman), у которых, однако, даже при плодах чашечка никогда не вздувается, а довольно плотно прилегает к коробочке. Кроме того, у этих видов более широкие лепестки. Поэтому правильнее считать растения, собранные Bornmüller, самостоятельным видом, близким к африканскому виду *S. pseudoatocion* Desf. и турецкому виду *S. cryptoneura* Stapf. Протолог разновидности Bornmüller (*S. atocion* var. *umbrosa*) очень краток и к тому же не отражает основных особенностей данного растения. Поэтому желательно не делать новой комбинации, а описать вид заново. В качестве видового эпитета мною принято название H. Haussknecht и J. Bornmüller in sched.

Silene assyriaca Hausskn. et Bornm. ex Lazkov sp. nov. — *S. atocion* Murr. β. *umbrosa* Bornm. 1911, Beich. Bot. Centralbl. 28, 2 : 140. — *S. assyriaca* Hausskn. et Bornm. in sched. Iter Persico-turcicum 1892—1893, n. 975.

Planta annua, 20—25 cm alt., pilis plus minusve longioribus, multicellularibus, inferne eglandulosis, superne glandulosis tecta. Caules adscendentes, e basi ramosi. Folia inferiora ad 5 cm lg., 1.5 cm lt., spatulata; folia superiora ad 3 cm lg., 1.5 cm lt., ovoidea. Inflorescentia dichotoma. Bracteae 3 mm lg., foliis caulinis similes. Pedicelli 5—30 mm lg., erecti vel adscendentibus. Calyx sub anthesin 1.5—1.7 cm lg., 0.5 cm lt., tubulosus, dein inflatus, 10-nervius; dentes 2 mm lg., triangulares, subobtusi. Petala 14—15 mm lg.; lamina 4 mm lg., 2 mm lt., obovata, integra, rosea; ligulae binae, ad 1 mm lg., acutae; unguis 10—11 mm lg., linearis, glaber. Filamenta glabra. Androgynophorum 6—8 mm lg., glabrum. Capsula immatura, 1 cm lg., 0.5 cm lt., oblongo-ovoidea. Semina ignota. (Vide figure).

Holotypus: «Kurdistania (Assyria orient.), in montis Kuh-Sefin reg. infer. supra pagum Schaklava (ditionis Erbil) in faucibus, 1200—1400 m s. m., N 975, 9 V 1893 leg. J. Bornmüller» (LE).

Affinitas. A specie *S. pseudoatocion* Desf. calyce subanthesin inflato nec non petalis angustioribus differt.

Однолетник 20—25 см дл., опушенный более или менее длинными многоклеточными, снизу нежелезистыми, сверху железистыми волосками. Стебли приподнимающиеся, от основания ветвистые. Нижние листья до 5 см дл., лопатчатые; верхние листья до 3 см дл., 1.5 см шир., яйцевидные. Соцветие дихазиальное. Прицветники 3 мм дл., листовидные. Цветоножки 5—30 мм дл., прямые или приподнимающиеся. Чашечка перед цветением 1.5—1.7 см дл, 0.5 см шир., трубчатая, затем вздувающаяся, с 10 жилками; зубцы 2 мм дл., треугольные, туповатые. Лепестки 14—15 мм дл.; пластинка 4 мм дл., 2 мм шир., обратнояйцевидная, цельная, розовая; привенчик двойной, до 1 мм дл., острый; ноготок 10—11 мм дл., линейный, голый. Тычиночные нити голые. Андрогинофор 6—8 мм дл., голый. Коробочка незрелая, 1 см дл., 0.5 см шир., продолговато-яйцевидная. Семена неизвестны (см. таблицу-вклейку).

Голотип: «Курдистан (вост. Ассирия), в верхней части гор Кух-Сефин, выше селения Шаклава (провинция Эрбил), в ущелье, 1200—1400 м над ур. м., № 975, 9 V 1893, собр. Д. Борнмюллер» (LE).

Родство. От *S. pseudoatocion* Desf. отличается вздувающейся при цветении чашечкой, а также более узкими лепестками.

Благодарности

Автор выражает благодарность Dr. Bengt Oxelman (Department of Systematic Botany Evolutionary Biology Centre Uppsala university) за предоставление образцов *S. cryptoneura* Stapf., собранных им в классическом местонахождении этого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Bornmüller J. Iter Persico-turcicum 1892—1893. Beitrage zur Flora von Persien, Babylonien, Assyrien, Arabien // Beih. Bot. Centralbl. 1911. Bd 28. Abt. 2. P. 89—171.

SUMMARY

The article contains description of the new species *Silene assyriaca* from Iraq, related to *S. pseudoatocion* Desf.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 528.572.2 : 581.9(470.23)

© Е. А. Глазкова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ОСТРОВАХ И СЕВЕРНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

E. A. GLAZKOVA. NEW FLORISTIC RECORDS ON THE ISLANDS AND THE NORTHERN COAST OF THE GULF OF FINLAND

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: eglazkova@hotmail.com, eglaskova@pochta.ru
Поступила 30.12.2003
Окончательный вариант получен 20.02.2004

Приведены сведения о новых местонахождениях некоторых редких в Ленинградской обл. видах, обнаруженных автором на островах и северном побережье Финского залива.

Ключевые слова: флора, Финский залив, острова, побережье.

Летом 2002—2003 гг. автором были проведены детальные флористические исследования на территории проектируемого заказника «Приграничный» («Paatio»), включающего в себя часть материковой территории (п-ов Железновский, восточный берег Кировской бухты, п-ов Урпаланниеми) от границы с Финляндией до устья р. Серьга и около 20 прилегающих островов Финского залива (Грозный, Ивовый, Большой Пограничный, Малый Пограничный, Козлиный, Твердый, Булат, Верхний и др.). Кроме того, была исследована флора еще 40 островов и мелких островков, расположенных в акватории Финского залива близ границы с Финляндией, многие из которых (Долгий Риф, Большой Копытин, Малый Копытин, Зубец, Долгий Камень, Крутояр, Рябинник и др.) включены в проектируемый государственный заповедник «Ингерманландский» (Красная книга природы Ленинградской обл., 1999).

Вышеуказанный район (см. рисунок) из-за своей труднодоступности и невозможности свободного посещения (проектируемый заказник «Приграничный» и близлежащие острова входят в зону строгого пограничного режима) вплоть до настоящего времени оставался практически неизученным во флористическом отношении. С 1918 по 1939 гг. эта территория принадлежала Финляндии, однако финские ботаники крайне редко посещали указанный район. Хранящиеся в финских Гербариях (H, KUO, OULU) разрозненные гербарные образцы, относящиеся к концу XIX—первой половине XX вв., крайне немногочисленны — всего 36 гербарных образцов, 17 из которых были собраны финским ботаником E. W. Blom 26—27 июня 1878 г. на о-ве Долгий Камень (Pitkäpaasi). Имеющиеся в литературе сведения по флоре интересующего нас района также очень скудны. В статье Arvi Ulvinen (1977) сообщается, что рукопись E. W. Blom, содержащая сведения по флоре района Виролахти, к сожалению, была утеряна. Однако достоверно известен маршрут E. W. Blom, а также есть сведения о некоторых его флористических находках (*Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Bunias orientalis* L., *Asperu-*

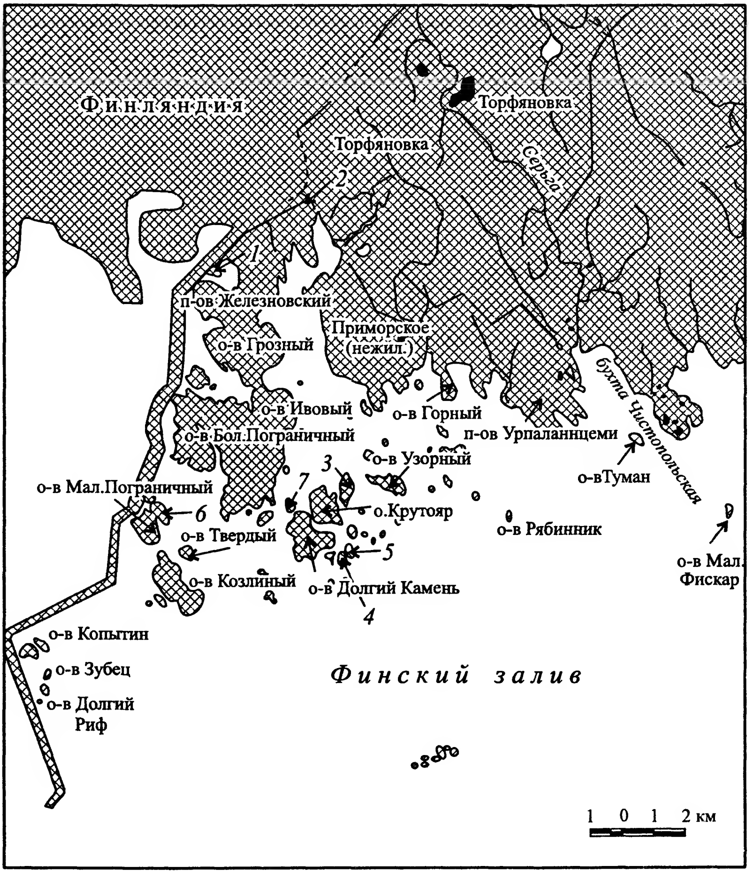


Схема расположения исследованных островов.

1 — о-в Железновский, *2* — р. Коскеланйоки, *3* — о-в Соколиный, *4* — о-в Орлиный, *5* — о-в Отрадный, *6* — о-в Верхний, *7* — о-в Лыжный.

go procumbens L.) на о-ве Долгий Камень и с территории бывшего финского поселка Ala-Urpala. Известно также, что на островах Малый Пограничный (Martinsaari) и Долгий Камень (Pitkäpaasi) побывали финские ботаники Th. Saelan в 1895 г. и E. Nylander в 1851 г. К сожалению, флористический отчет Nylander «Berättelse öfver en naturhistorisk resa i södra Finlands östra skärgard sommaren 1851», хранящийся в Ботаническом музее в Хельсинки (H), так и не был опубликован, а в Гербарии Ботанического музея Хельсинкского университета имеются лишь 5 гербарных образцов, собранных Th. Saelan на вышеуказанных островах. В Конспекте флоры Финляндии (Hjelt, 1888—1926) приведены сведения о 38 видах, собранных главным образом E. W. Blom на островах Долгий Камень (Pitkäpaasi), Малый Пограничный (Martinsaari) и в районе бывшего финского поселения близ устья р. Серьга (Urpalanjoki).

После Второй мировой войны, будучи уже российской территорией, приграничные острова и близлежащая материковая часть (от Российско-Финляндской границы до устья р. Серьга) долгое время не исследовались. В 1995 г. (23—24 июня) Н. Н. Цвелёв посетил острова Крутояр, Долгий Камень, Орлиный, Отрадный, Козлиный и собрал на этих островах 30 гербарных листов, в настоящее время хранящихся в его личном гербарии в Ботаническом институте РАН. В статье Н. Н. Цвелёва и М. Г. Носковой сообщается о некоторых редких видах (*Steris alpina* (L.) Šourkova, *Spergula morissonii* Boreau, *Myosotis ramosissima* Rochel ex Schult., *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br., *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup), обнаруженных им на этих островах (Цвелёв, Носкова, 1996).

Автор изучала флору проектируемого заказника «Приграничный» и близлежащих островов в течение двух полевых сезонов — летом 2002—2003 гг. (16 VII—15 VIII 2002; 8 VII—20 VII 2003; 15—19 VIII 2003; 23—24 VIII 2003; 30 VIII 2003), а на одном из островов (о-в Козлиный) побывала еще в 1998 г. (23—24 июля). В ходе проведенных исследований на территории будущего заказника и близлежащих островах было зарегистрировано 575 видов сосудистых растений, многие из которых нуждаются в охране и включены в Красные книги разного уровня. Так, на территории заказника отмечены 58 видов, занесенных в «Красную книгу Восточной Фенноскандии» (Red Data Book..., 1998). В «Красную книгу природы Ленинградской области» (2000) внесен 21 вид сосудистых растений, произрастающих в заказнике, из них к категории находящихся под угрозой исчезновения относятся 2 вида — *Melica picta* C. Koch и *Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce, 7 видов включены в категорию уязвимых, крайне нуждающихся в охране (*Crepis czerepanovii* Tzvel., *Centaurium littorale* (D. Turner) Gilmour, *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *A. trichomanes* L., *Silene rupestris* L., *Scutellaria hastifolia* L., *Tripleurospermum maritimum* (L.) M. D. J. Koch) и 12 видов вошли в категорию редких (*Senecio aquaticus* Hill, *Myrica gale* L., *Carex mackenziei* V. Krecz., *Blysmus rufus* (Huds.) Link, *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br., *Tripolium vulgare* Nees, *Allium schoenoprasum* L., *Najas marina* L., *Botrychium matricariifolium* (A. Br. ex Döll) M. D. J. Koch, *Isatis tinctoria* L., *Steris alpina* (L.) Šourkova, *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn.). Из видов, встречающихся на территории заказника, два вида — *Myrica gale* L. и *Silene rupestris* L. — занесены в «Красную книгу РСФСР» (1988).

Ниже приведены сведения, касающиеся наиболее интересных флористических находок на островах и северном побережье Финского залива. Редкость находок установлена по «Определителю сосудистых растений Северо-Западной России» (Цвелёв, 2000). Виды в списке приведены в алфавитном порядке. Номенклатура таксонов в большинстве случаев соответствует «Определителю...» Н. Н. Цвелёва (2000). Гербарные образцы упомянутых в статье видов хранятся в Гербарии Ботанического института РАН им. В. Л. Комарова (LE). Все сборы сделаны автором статьи, поэтому фамилия коллектора при цитировании гербарных образцов опущена.

Asplenium septentrionale (L.) Hoffm. — П-ов Железновский, скалы по восточному берегу озера в 1 км к западу от р. Коскеланйоки, на самой границе с Финляндией. 15 VII 2003. В Ленинградской обл. вид известен из немногих местонахождений в Выборгском и Приозерском районах (Красная книга природы Ленинградской обл., 2000), а также на островах Гогланд и Большой Тютерс (Глазкова, 2001).

A. trichomanes L. — О-в Твердый (Kavo) в 250 м к северо-северо-востоку от о-ва Козлиный (Pukionsaari), в расщелине скалы близ западного побережья острова, 30 VII 2002. В Ленинградской обл. достоверно известен с о-ва Гогланд (Глазкова, 2001), а также на Карельском перешейке из окр. Выборга, Каменногорска и Приозерска (Цвелёв, 2000).

Avena strigosa Schreb. — О-в Козлиный (Pukionsaari), возле домов смотрителей маяка в северо-восточной части острова, где встречается вместе с другими заносными видами: *Rumex stenophyllus* Ledeb., *Galinsoga ciliata* (Raf.) Blake, *Amaranthus* *retroflexus* L., 28 VII 2002. Этот редкий на Северо-Западе России вид впервые указывается для Приморского ботанико-географического района (Цвелёв, 2000).

Crepis czerepanovii Tzvel. — О-в Туман (Korkeasaari) в 1 км юго-западнее п-ова Портовый Мыс, в районе бухты Чистопольская; лужайка на гранитном «лбу», несколько экземпляров. 16 VII 2002. Вид был описан Н. Н. Цвелёвым с небольшого о-ва Нерва (в 24—26 км к северо-северо-востоку от о-ва Мощный) в Финском заливе (Цвелёв, Носкова, 1996). Этот восточно-балтийский эндемичный вид ограничен в своем распространении несколькими островками близ южного побережья Финляндии (Sennikov, 1999) и островами Нерва (Кингисеппский р-н) и Туман (Выборгский р-н) в Ленинградской обл.

Dactylorhiza baltica (Klinge) Orlova. — О-в Котлин, сырой луг возле дороги у поста ГАИ близ недостроенной дамбы. 19 VI 1996, 16 VI 2002; заросли кустарников вдоль канавы близ форта Константин, обильно. 16 VI 2002.

Euphorbia palustris L. — О-в Железновский, Rautalansaari в бухте Булатная п-ова Железновский, на границе с Финляндией; образует значительные заросли на приморских высокотравных лугах за полосой тростника. 11 VII 2003, 30 VIII 2003. На Северо-Западе России известен только по побережью Невской губы, в окр. Выборга (Гельтман, 1996) и на Кургальском п-ове (Глазкова, Бубырева, 1997).

Melica picta C. Koch — О-в Железновский, Rautalansaari в бухте Булатная п-ова Железновский, на границе с Финляндией; окраина леса с осиной, березой, липой в 30—50 м от побережья и в супралиторальной зоне на границе приморского луга и черноольшаника, обильно. 11 VII 2003, 30 VIII 2003. Этот редчайший вид на Северо-Западе России был известен только из двух местонахождений: на Малом Березовом о-ве в Финском заливе близ г. Приморска (Цвелёв, 1991) и на юге Ленинградской обл. близ впадения р. Равань и р. Тигода (данные А. О. Хааре, цит. по: Красная книга природы Ленинградской области (2000)). На о-ве Булат (Железновский) обнаружено несколько групп *Melica picta*, включающих от 50 до 100 и более особей. Обнаружение перловника пестрого на о-ве Железновский, на самой границе с Финляндией, вполне закономерно, поскольку этот вид в южной Финляндии известен в настоящее время из целого ряда местонахождений (Retkeilykasvio, 1998).

Najas marina L. — О-в Долгий Камень (Pitkäpaasi), болотистое озерцо (бывшая лагуна) близ южного побережья острова, обильно. 24 VII 2002; о-в Большой Пограничный (Paatio), на песчано-каменистом мелководье бухты Тихая в южной части острова, обильно. 4 VIII 2002. В Ленинградской обл. этот вид встречается лишь в немногих местах побережья Финского залива в Выборгском и Кингисеппском районах: по побережью Выборгского залива, на Кургальском п-ове и в Лужской губе (Красная книга природы Ленинградской обл., 2000).

Polygonum rurivagum Jord. ex Boreau — Окр. бывшего пос. Приморское (Orslahti), у развилки дороги к бывшему финскому поселению Pohjois Orslahti, возле фундамента бывшей школы. 17 VIII 2003; о-в Твердый (Kavo) в 250 м к север-северо-востоку от о-ва Козлиный (Pukionsaari), в трещине гранитного «лба» на юго-западном побережье острова. 30 VII 2002. Ранее этот редкий на Северо-Западе России сорный вид для Приморского ботанико-географического района указывался только по нашим находкам с о-ва Гогланд (Цвелёв, 2000).

Rumex stenophyllus Ledeb. — О-в Козлиный (Pukionsaari), возле домов смотрителей маяка в северо-восточной части острова, 28 VII 2002. Этот редкий на Северо-Западе России адвентивный вид впервые указывается для Приморского ботанико-географического района (Цвелёв, 2000).

Senecio aquaticus Hill. — О-в Соколиный (Ilmarinen), разнотравный луг за полосой тростника по западному побережью острова в районе бывшего финского поселения, а также на сухих луговинах возле фундаментов бывших финских домов. 19 VII 2002; о-в Крутояр (Essaari), суходольный луг на месте бывшего финского поселения в юго-западной части острова. 20 VII 2002; о-в Долгий Камень (Pitkäpaasi), на лугу возле фундаментов бывших финских домов в северной части острова. 23 VII 2002. В Ленинградской обл. этот вид находится на северо-восточном пределе распространения и известен из очень немногих местонахождений в Гатчинском (дер. Мал. Борницы, г. Гатчина), Кировском (дер. Пухолово, ж.-д. ст. Михайловская) и Тосненском (пос. Лисино-Корпус, ж.-д. ст. Померанье, ж.-д. ст. Трубниково) районах (Красная книга природы Ленинградской обл., 2000).

Silene rupestris L. — О-в Большой Пограничный (Paatio) в 500 м от границы с Финляндией; высокий гранитный «лоб» в северо-западной части острова, близ створного знака. 4 VIII 2002. В Ленинградской обл. этот редкий вид, находящийся здесь на восточной границе ареала, известен всего из нескольких местонахождений на северо-западе Карельского перешейка в Выборгском р-не: в окр. пос. Лесогорский, г. Каменногорск, по Сайменскому каналу и в окр. г. Высоцка (Красная книга природы Ленинградской обл., 2000), а также в окр. ст. Лужайка (Карельский перешеек, Выборгский р-н, озеро Живица в 6—7 км к северу от ст. Лужайка, гранитный «лоб» восточнее озера, Н. Н. Цвелёв, 22 VII 2002, № 369).

Sonchus humilis Orlova. — О-в Лыжный (Lylysaari) в 450 м к востоку от южной оконечности о-ва Большой Пограничный (Paatio), каменистый приморский луг. 2 VIII 2002. Этот североевропейско-балтийский вид на Северо-Западе России встречается только на островах Финского залива (Мощном, Гогланде, Большом Тютерсе, Малом Тютерсе, Малом, Сескаре), где был обнаружен автором в 1995—1997 гг. (Глазкова, 2001). Ранее указывался также для о-ва Долгий камень (Pitkäpaasi): «*Sonchus maritimus* var. *maritimus* Wahlenb. — Pitkäpaasi, E. Nylander» (Hjelt, 1926).

Woodsia ilvensis (L.) R. Br. — О-в Малый Пограничный (Martinsaari), в расщелине скалы в южной части острова, бывшая финская каменоломня. 26 VII 2002; о-в Верхний (Vehkasaari), в 100 м к северо-востоку от о-ва Малый Пограничный, отвесные скалы западного побережья, обильно. 27 VII 2002; п-ов Железновский, скалы по восточному берегу озера в 1 км к западу от р. Коскеланйоки, на самой границе с Финляндией, вместе с предыдущим видом. 15 VII 2003; о-в Горный (Vuorisaari), на гранитных глыбах на месте бывшей финской каменоломни в северо-западной части острова, обильно. 16 VIII 2003. Ранее был обнаружен в указанном районе Н. Н. Цвелёвым на о-ве Орлиный (Цвелёв, Носкова, 1996).

Особый интерес представляют виды, ранее культивировавшиеся финнами на островах и вплоть до настоящего времени сохранившиеся близ бывших финских поселений: *Acer platanoides* L, *Aconitum* × *cammarum* L., *Aconogonon divaricatum* (L.) Nakai ex Mori., *Aquilegia vulgaris* L., *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch, *Caragana arborescens* Lam., *Cerasus vulgaris* Mill., *Corylus* *avellana* L., *Crataegus grayana* Eggl., *Dianthus barbatus* L., *Elaeagnus commutata* Bernh. ex Rydb., *Fraxinus excelsior* L., *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *G. uva-crispa* (L.) Mill., *Hemerocallis fulva* L., *Iris germanica* L., *Lilium martogon* L., *L. bulbiferum* L., *Lonicera periclymenum* L., *Malus domestica* Borkh., *Prunus domestica* L., *Polemonium caeruleum* L., *Quercus robur* L., *Ribes nigrum* L., *R. rubrum* L., *Rheum rhabarbarum* L., *Rosa pimpinellifolia* L., *R. rugosa* Thunb., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea* × *rosalba* Dipp., *S. chamaedrifolia* L., *Syringa vulgaris* L., *Swida sericea* (L.) Holub. Многие из перечисленных видов активно внедряются в естественные растительные сообщества и распространяются за пределами прежней культуры.

Благодарности

Хочу выразить глубокую благодарность В. Н. Шамраю, И. И. Бобряшову, С. И. Комиссарову, С. И. Овчарову, А. Забродину, А. Котину, С. Рыбкину, И. Гржибовскому за оказанное содействие при проведении полевых исследований на островах и северном побережье Финского залива. Искренне признательна П. Б. Глазкову, А. А. Калашниковой, М. Москаленко за участие в полевых исследованиях 2002—2003 гг. и дружескую поддержку, капитану яхты «Урания» А. Касинскому, благодаря профессионализму которого удалось посетить большинство из исследованных нами островов, а также А. Н. Сенникову за определение образца *Crepis czerepanovii* Tzvel.

Полевые исследования на островах в 2002—2003 гг. проводились при финансовой поддержке Института окружающей среды Финляндии, а также из средств гранта Президента РФ на поддержку ведущих научных школ (НШ-2198.2003.4, рук. проф. Н. Н. Цвелёв).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гельтман Д. В. Сем. *Euphorbiaceae* Juss. — Молочайные / Флора Восточной Европы. Т. IX. 1996. С. 272.

Глазкова Е. А. Флора островов восточной части Финского залива: состав и анализ / Под ред. Р. В. Камелина. СПб., 2001. 348 с.

Глазкова Е. А., Бубырева В. А. Флора Кургальского полуострова. СПб., 1997. 164 с.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 1. Особо охраняемые природные территории. СПб., 1999. 352 с. (74. Приграничный, Prigranichny, Paatio, стр. 208—210).

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы / Отв. ред. Н. Н. Цвелёв. СПб., 2000. 672 с.

Красная книга РСФСР. Растения / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., 1988. 592 с.

Цвелёв Н. Н. О некоторых редких и критических видах Березовых островов (Ленинградская область) // Новости сист. высш. раст. Т. 28. 1991. С. 158—166.

Цвелёв Н. Н., Носкова М. Г. Флористические находки на острове Нерва и других островах Финского залива // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 97—103.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Hjelt H. Conspectus Florae Fennicae // Acta Soc. Fauna Flora Fennica. I—VII // Acta Soc. F. Fl. Fenn. Vol. 5, 21, 30, 35, 41, 51, 54. P. 1888—1926.

Red Data Book of East Fennoscandia / Ed. by H. Kotiranta, P. Uotila, S. Sulkava. S.-L. Peltonen. Helsinki, 1998. 351 p.

Retkeilykasvio / Ed. by L. Hämet-Ahti, J. Suominen, T. Ulvinen, P. Uotila. Ed. 4. Helsinki, 1998. 656 p.

Sennikov A. N. Race-formation in the *Crepis tectorum* group // Komarovia. 1999. Vol. 1. P. 79—84.

Ulvinen A. E. W. Blomin kasvistollinen tutkimusmatka Kymenlaaksoon kesällä 1878 // Memoranda Soc. Fauna et Flora Fennica. 1977. Vol. 53. N 1. P. 15—19.

SUMMARY

The information is given on new floristic records on the islands and the northern coast of the Gulf of Finland, resulted from the author's investigations in 1998 and 2002—2003. The paper contains a brief history of floristic research of the area under study, data on the threatened vascular plants of «Prigranichny» sanctuary and the islands nearby, and the checklist of species cultivated by Finns before 1944 and occurring in the places of the former Finnish villages (remnants of cultivation and escapers from cultivation). The total number of species recorded in the area is 575.

УДК 581.8 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 7

© Е. В. Аистова

НОВЫЕ АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

E. V. AISTOVA. NEW ADVENTIVE SPECIES IN AMUR REGION

Ботанический сад АмурНЦ ДВО РАН
675006 Амурская область, г. Благовещенск, ул. Ленина, 180
Тел. (4162) 53-81-20
E-mail: garden@ascnet.ru
Поступила 19.01.2004.

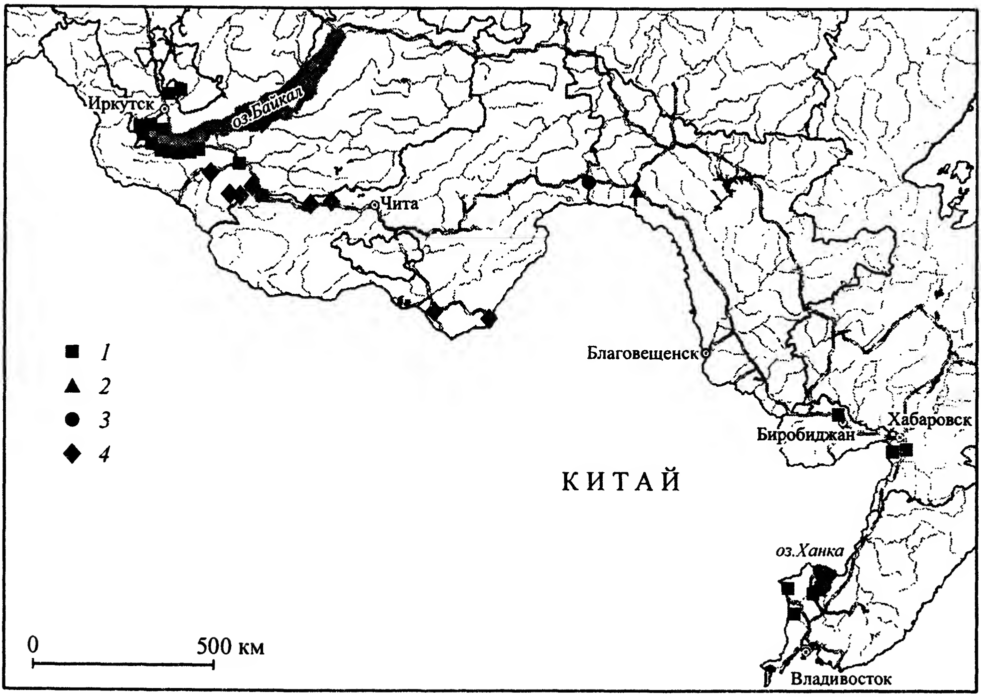
Впервые для территории Амурской области указывается 2 адвентивных вида *Oxytropis oxyphylla*, *Euphordia virgata*.

Ключевые слова: флора, адвентивные виды, Амурская обл.

Во время флористических исследований, проведенных летом 2003 г. на северо-западе Амурской обл. в Сковородинском р-не, было собрано 2 новых для флоры области и всего Приамурья адвентивных вида — *Oxytropis oxyphylla* (Pall.) DC. (*Fabaceae*) и *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit (*Euphorbiaceae*) (Сосудистые..., 1989, 1991; Старченко, 2001).

Oxytropis oxyphylla (Pall.) DC. — Сковородинский р-н, окр. ж.-д. ст. Ерофей Павлович; территория ремонтного депо, на железнодорожной насыпи. Собран один хорошо развитый экземпляр, в цветущем состоянии. 15.VII. 2003 г. Известен преимущественно из Восточной Сибири (Флора Сибири, 1994). Впервые приводится для флоры Амурской обл. и для флоры Дальнего Востока в целом (см. рисунок).

Euphorbia virgata Waldst. et Kit. — Сковородинский р-н, окр. ж.-д. ст. Сковородино, правый берег р. Б. Невер, на ж.-д. насыпи. Найденные экземпляры хорошо развитые, в цветущем состоянии. 10 VII 2003 г. Широко распространенное в Европе и Азии растение (Флора Сибири, 1996). На Дальнем Востоке России известно только как заносный вид, отмеченный в Камчатском, Северо-Сахалинском, Восточно-Сахалинском, Уссурийском флористических районах (Сосудистые..., 1991). Для Даурского флористического района и Амурской обл. в целом приводится впервые (см. рисунок).



Распространение *Oxytropis oxyphylla* и *Euphorbia virgata* на юге Восточной Сибири и Дальнего Востока. Местонахождения, известные по гербарию (*1*, *4*) и сборам автора (*2*, *3*). *1*, *2* — *Euphorbia virgata*; *3*, *4* — *Oxytropis oxyphylla.*

Благодарности

Автор выражает благодарность Н. С. Павловой, В. Ю. Баркалову за помощь в определении видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Старченко В. М. Конспект флоры Амурской области // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 5—55.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1989. Т. 4. 380 с.; СПб., 1991. Т. 5. 390 с.

Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. *Fabaceae.* 297 с.

Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. *Geraniaceae—Cornaceae.* 253 с.

SUMMARY

New data on 2 plant species in Amur region are presented.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 069.51 : 582

© В. А. Бубырева

КОЛЛЕКЦИИ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ КАФЕДРЫ БОТАНИКИ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА (LECB)

V. A. BUBYREVA. HERBARIUM COLLECTIONS KEPT AT THE DEPARTMENT OF BOTANY OF ST. PETERSBURG STATE UNIVERSITY (LECB)

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7
E-mail: bubyreva@mail.ru
Поступила 18.12.2003
Окончательный вариант получен 12.02.2004

За многолетнюю историю Гербария кафедры ботаники (LECB) накопилось значительное число коллекций. Проведенная инвентаризация позволила составить каталог. Для каждой коллекции указываются коллектор, год и место сбора, объем коллекции. Приведены данные по 348 коллекциям, собранным в России и за рубежом.

Все коллекции разделены на 3 группы: собранные до 1917 г. (103), после 1917 г. (223) и коллекции, имя коллектора которых не установлено или коллекцию собирали несколько коллекторов (21).

Ключевые слова: гербарий, коллекции, кафедра ботаники, Санкт-Петербургский университет.

Гербарий кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета ведет свою историю с 1823 г., когда на кафедру ботаники был приглашен Г. П. Бонгард (1786—1839). Возможно, гербарная коллекция тогда уже существовала, однако в настоящее время о ней мы имеем мало сведений (Бубырева и др., 2003а). В разное время хранителями (консерваторами) Гербария состояли: О. В. Баранецкий (1843—1905), В. С. Куторга (дата рождения неизвестна — 1882), П. Я. Крутицкий (1839—1891), В. Н. Аггеенко (1860—1907), А. А. Антонов (1859—1904), С. С. Ганешин (1879—1930). Нередко в числе хранителей Ботанического кабинета в разных источниках указываются то физиологи растений, то анатомы. Причина, вероятно, в том, что Ботанический кабинет включал в себя несколько отделений: травохранилище; собрания — карпологическое, дендрологическое и палеонтологическое; собрание живых растений (Плетнев, 1847).

Гербарий кочевал вместе с университетом, и это не лучшим образом сказалось на сохранности гербарных образцов. Свое развитие Гербарий получил при А. Н. Бекетове (1825—1902). Тогда и кафедра ботаники, а вместе с ней и гербарий, получили свое собственное здание. Позже для гербария много сделали его кураторы: Г. А. Мельвиль (1901—1942), а затем П. М. Добряков (1924—1974). Многочисленные коллекторы, среди которых было немало именитых ботаников, пополняли фонды. Одни коллекции монтировались и инсерировались, из других образовывался мало доступный коллекционный фонд. За свою продолжительную историю в гербарии накопилось множество неразобранных коллекций. Работа, предпринятая в 1960-е годы П. М. Добряковым по их инвентаризации, не была завершена по при-

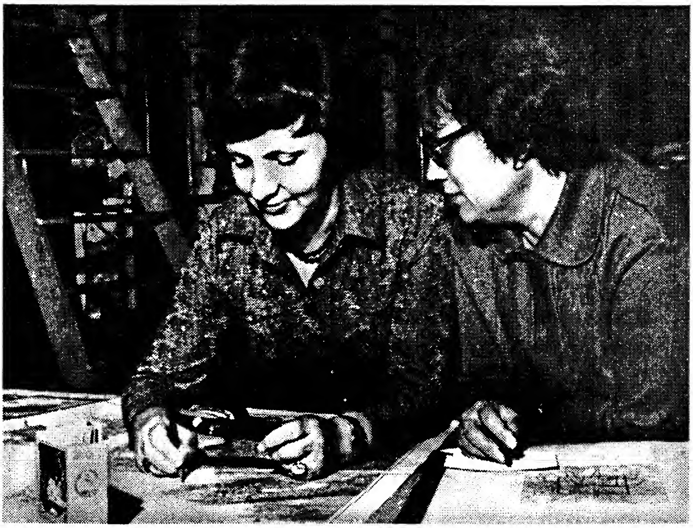


Рис. 1. Слева направо: Е. В. Баранова, Н. Е. Варгина.

чине его смерти. Обнаруженные нами карточки оказались разрозненными, и надписи на них не всегда отражали современное состояние и место хранения коллекций. Мы были вынуждены начать эту работу с самого начала. В результате были просмотрены все коллекции, хранящиеся в гербарии. Каждую из них мы попытались описать по следующим 13 пунктам:

1. Коллектор
2. Другие коллекторы (если сборы были совместные)

3, 4. Год сбора: первый год (3) и последний год (4)

5. Область (край и т. п.)
6. Район (для старых коллекций уезд)
7. Населенный пункт

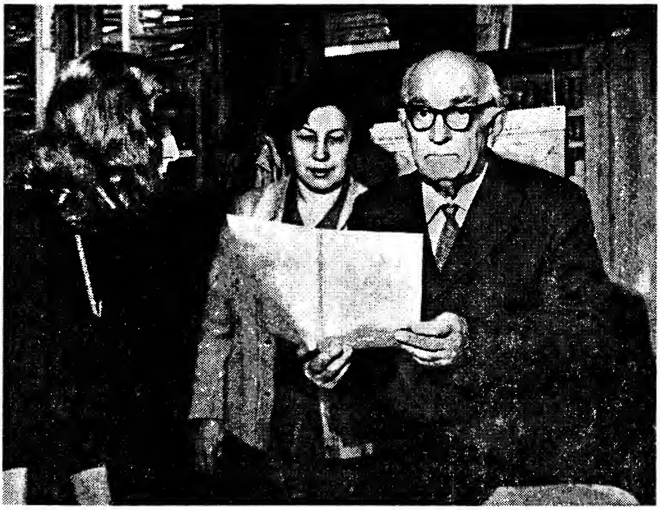


Рис. 2. Слева направо: Л. И. Крупкина, Н. А. Спасская, Н. А. Миняев.

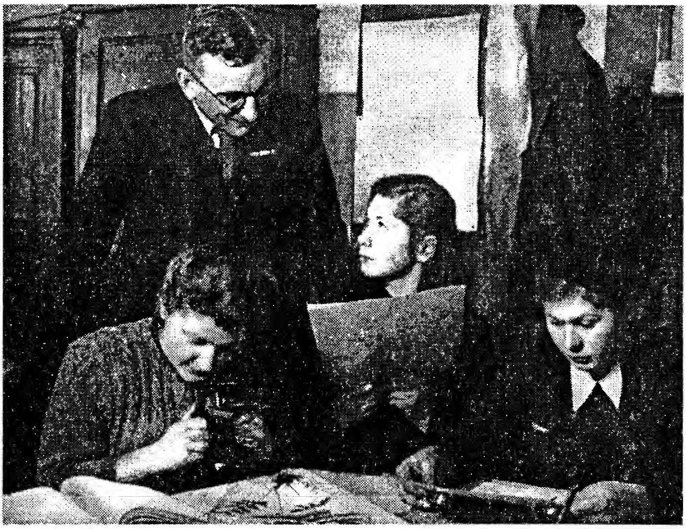


Рис. 3. Слева направо: Н. И. Орлова, С. В. Юзепчук, Г. А. Денисова, И. Б. Высокоостровская.

8. Дополнительная информация по территории (заказник, озеро, река и т. п.)

9. Состояние коллекции (определено — этикетировано — монтировано; полностью, частично или нет)

10. Сохранность коллекции (посредственная—удовлетворительная—хорошая)

11. Объем коллекции (малый — не более одной пачки — до 50 листов; средний — от одной до двух пачек — 50—150 листов, большой — свыше двух пачек — свыше 150 листов)

12. Место хранения (№ шкафа)

13. Примечания

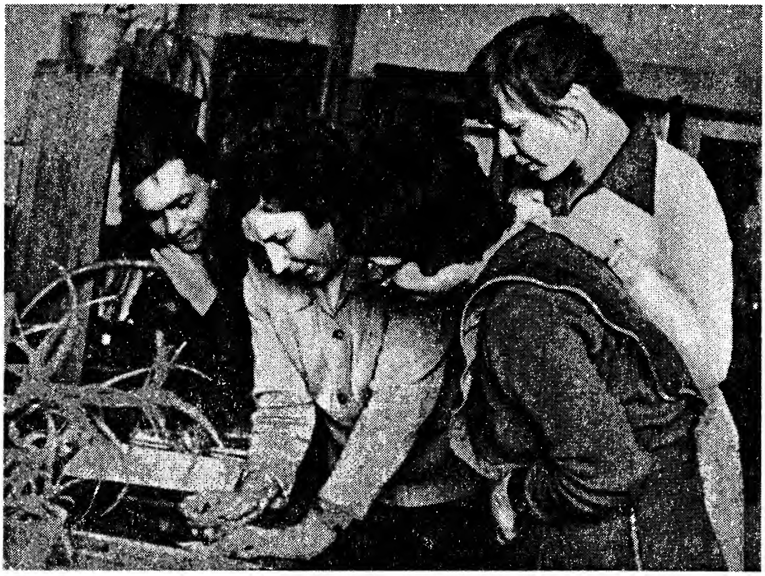


Рис. 4. Слева направо: В. Г. Сергиенко, Н. А. Спасская, И. Ю. Дымская, Е. В. Хилова.

Рис. 5. Слева направо: Е. В. Симачева, Н. В. Иванова, В. В. Бочанцева.

Для удобства пользования все данные были сведены в компьютерную базу данных (КБД) в виде таблицы в формате Excel. Поиск может вестись по любому из этих 13 пунктов (коллектор, область, населенный пункт, место хранения и т. д.). В настоящее время КБД хранится на кафедре ботаники. После создания сайта Гербария кафедры ботаники в Интернете среди других материалов будет помещена и эта база данных. К сожалению, многолетняя недоступность фондов нашего (и не только нашего) гербария привела к тому, что лишь немногие ботаники осведомлены о месте хранения тех или иных коллекций, в ряде случаев очень ценных. В настоящей статье мы приводим каталог, сократив число характеристик по каждой из коллекций. Опущенные характеристики (в том числе и место хранения коллекций) важны большей частью только для работников гербария. К нашему огорчению, не у всех коллекторов удалось восстановить инициалы. В этом случае фамилии приводятся без инициалов. Часть коллекций являются сборными, т. е. в их со-

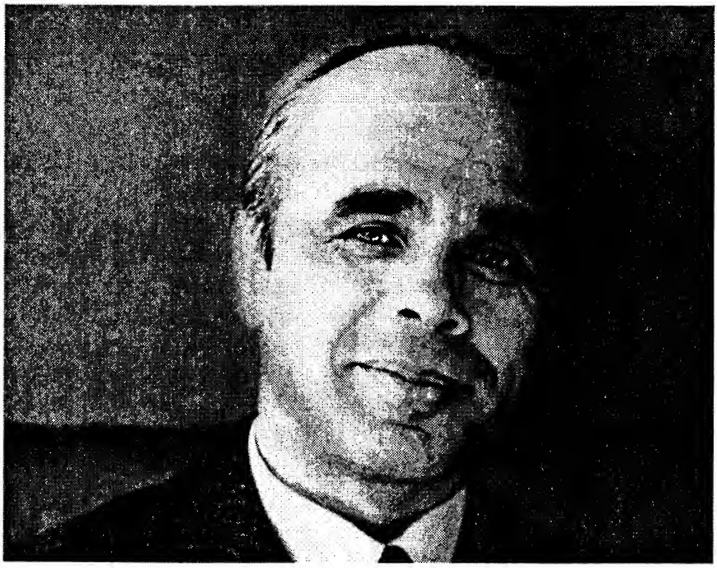


Рис. 6. П. М. Добряков.

Рис. 7. И. Д. Стрельников.

став входят сборы разных коллекторов. К сожалению, без подробной инвентаризации каждой из таких коллекций невозможно привести всех коллекторов. Административные выделы мы предпочли не приводить в соответствии с современным подразделением, оставив их наименования теми, какими они были на время сбора. В настоящее время у части коллекций не установлено время сбора и иногда имя коллектора, в некоторых случаях неизвестными оставались обе эти характеристики. Возможно, со временем эти пробелы удастся восполнить. Кто-нибудь из ботаников сможет по году сбора или по месту сбора подсказать нам имя коллектора. Мы были бы очень благодарны за помощь. Всего приводятся данные по 348 коллекциям, собранным в России и за рубежом. Все коллекции разделены на 3 группы: собранные до 1917 г., после 1917 г. и коллекции, имя коллектора которых не установлено (или коллекцию собирали несколько коллекторов). Всего приводится по первой группе 103 коллекции, по второй—223, по третьей — 21. Для каждой из коллекций приводится: коллектор, год и место сбора, объем коллекции.

Коллекции, собранные до 1917 г.

1. **Bongard H. G. XVII—XIX вв.** Вся Европа, Северная и Южная Америка, Австралия, Африка. Сборная коллекция. Состоит из множества объединенных кол-

лекций разных ботаников. Часть этикеток написана рукой Бонгарда. В гербарии хранится «Index herbarii» — список видов растений коллекции Бонгарда (более подробно о Г. П. Бонгарде и истории его коллекции см.: Бубырева и др., 2003а). Частично определен. Большой.

2. **Baenitz C. G. 1867—1907.** Западная Европа. Коллектор — ботаник. Выпускал эксикаты: «Herbarium Europaeum». В серии Бенитца было около 11 тыс. номеров, мы располагаем только частью (Скворцов, 1977). Определен. Малый.

3. **Becker A. (Беккер А. И.).** Год сбора не установлен. Западное и восточное побережья Каспия. Флора Сарепты. Неполно этикетировано. Определен. Большой.

4. **Bosquet J.** Видимо, середина XIX в. Западная Европа. Неполно этикетировано, монтировано прямо на рубашках. Определен. Малый.

5. **Ender E. 1854—1857.** Западная Европа. Очень неполно этикетирован, некоторые виды переопределены L. Reichenbach. Определен. Малый.

6. **Kastalsky G. (Кастальский Г.)** Середина XIX в. Петербургская губерния; Григорий Кастальский — натуралист (годы жизни неизвестны) со шлюпа «Моллер» под командованием Станюковича. Альбом с вклеенными определенными растениями в основном — высшие, но есть и водоросли. Вероятно, этот гербарий передан из Вольного экономического общества. Частично определен. Средний.

7. **Meinshausen K. F. 1836—1848.** Урал, Иртыш. Коллекция культурных злаков: овес, пшеница, ячмень. На некоторых этикетках надпись «exped. Ural Brands Irtisch». Частично определен. Малый.

8. **Reichenbach L.** Середина XIX в. Средняя Европа: Borussia, Austria, Hungaria, Dalmatia, Tyroli, Helvetia, Pedemontia и др. «Flora Germanica exsiccata». Определен. Большой.

9. **Wagner H. 1858.** Средняя Европа. Представляет собой 12 папок, в которые вложены альбомы, в них вклеены растения под номерами, сделаны папки и альбомы в типографии. Определен. Средний.

10. **Wostschinsky. 1853.** Западная Европа. Плохо читается на обложке папки «Frola E... crinostauricus exiccata». Определен. Средний.

11. **Zielinski F. 1900—1915.** Западная Европа, отчасти Санкт-Петербургская губерния. Определен. Очень большой гербарий.

12. **Аггеенко В. Н. 1887.** Нижегородская губерния. Местонахождения отмечены очень кратно, местообитания — подробно. Определен. Большой.

13. **Аггеенко В. Н., Гольде К. Л., 1890—1990-е годы.** Крым. Определен. Очень большой гербарий, не всегда подробные этикетки.

14. **Адамов В. В. 1898.** Курская губерния, Щигровский и Жиздринский уезды. Определен. Средний.

15. **Адамов В. В., Ниман Р. Ф., Бакунин А. А. 1899.** Тверская губерния. Определен. Большой.

16. **Анненков Н. И.** Середина XIX в. Московская губерния. Часть эксикат московской флоры. Годы издания эксикат 1849—1851 (Скворцов, 1977). Много смонтированных и инсерированных образцов в гербарии кафедры. Определен. Малый.

17. **Антонов А. А., Беляницкий-Бируля А. 1887.** Витебская губерния. Определен. Средний.

18. **Антонов А. А. 1888—1898.** Уфимская губерния. Определен. Большой.

19. **Антонов А. А.** Видимо, конец XIX в. Тамбовская губерния, Борисоглебский уезд. Определен. Малый.

20. **Бартенев В. 1892.** Саратовская губерния, Вольский и Кузнецкий уезды. Частично определен. Средний.

21. **Биршерт Н. 1901—1912.** Кавказ, Тифлисская губерния. Не определен. Средний.

22. **Богдановская-Гиенэф И. Д. 1914.** Тверская губерния, оз. Селигер. Не определен. Малый (в основном род *Potamogeton*).

23. **Бонгард Г. П. 1837.** Санкт-Петербургская губерния, г. Павловск. Растения из оранжереи Павловска. Коллектор установлен по почерку на пачке. Определен. Средний.

24. **Бородин В. В.(?) 1908.** Кавказ. Не определен. Средний.

25. **Буш Н. А. 1905.** Крым. Этикетки очень неполные. Частично определен. Малый.

26. **Бушевич. 1912.** Сибирь, Обская губа, мыс Находка. Не определен. Малый.

27. **Верещагин В. И., Сукачев В. Н., Кашменский Б. Ф. 1901—1904.** Харьковская губерния. Определен. Средний.

28. **Ганешин С. С.(?)** Год неизвестен. Келецкая губерния, сейчас — Келецкое воеводство Польши. Частично определен. Малый. Монтировано на рубашке, местонахождения кратко — «Келецкая губерния».

29. **Голицын Ф. С. 1880—1883.** Саратовская губерния, Хвалынский уезд. Этикетировано неполно. Ф. С. Голицын — князь. Определен. Большой.

30. **Гольде К. Л. 1867.** Киевская губерния. Определен. Средний.

31. **Гольде К. Л. 1872.** Украина, Волынская губерния. Определен. Средний.

32. **Дмитриев А. М., Резанцева, Мартынова, 1889—1899.** Смоленская губерния. Определен. Средний.

33. **Дмитриев А. М. 1899.** Ярославская губерния. В основном злаки. Определен. Малый.

34. **Догаева. 1901—1909.** Крым. Частично определен. Средний.

35. **Ельяшевич О. А. 1915.** Бессарабия. Не определен. Малый.

36. **Залесский М. Д. 1898.** Орловская губерния. Не определен. Малый.

37. **Ильин В. 1908.** Пермская губерния. Гербарий частично смонтирован на тонкой бумаге. Определен. Малый.

38. **Ильинский. 1882.** Саратовская губерния. Много листов без указания точного места сбора. Частично определен. Малый.

39. **Ильинский. 1882.** Самарская губерния. Много листов без указания точного места сбора. Частично определен. Малый.

40. **Карелин Г. С. 1843—1893.** Восточная Сибирь. Сборная коллекция. Указание на пачке «Г. С. Карелин» написано рукой П. М. Добрякова. Видимо, часть принадлежала Карелину, а гербарий других ботаников позже был с ним объединен. Много образцов без указания местонахождений. Встречаются листы Мейнсгаузена и Турчанинова. Определен. Средний.

41. **Кашменский Б. Ф., Верещагин В. И. 1868—1904.** Харьковская губерния. Определен. Большой. Возможно, коллекция сборная.

42. **Кнорринг О. Э. 1912.** Ферганская обл., Намаганский уезд. Частично определен. Средний.

43. **Кнорринг О. Э.** Год не установлен. Сыр-Дарьинская обл. Не определен. Малый.

44. **Колмовский А. Л. 1875—1877.** Смоленская губерния. Этикетирован очень неполно. Определен. Малый.

45. **Колотов. 1880—1881.** Вятская губерния, окрестности г. Вятки. Определен. Средний.

46. **Краснов А. Н., Щукин. 1882.** Сибирь. Разные регионы Сибири. Диапазон сбора может быть шире. Определен. Большой.

47. **Краснов А. Н. 1885.** Астраханская губерния. Этикетки очень краткие. Определен. Малый.

48. **Кудрявцев Н. В. 1880—1890.** Кольский п-ов, оз. Имандра, Хибины и др. Гербарий «Архангельского музея». Частично определен. Малый.

49. **Лахин В. 1912.** Забайкальская обл. Не определен. Средний.

50. **Левандовский Б. Г. (Levandowsky B.) 1896—1898.** Бакинская губерния. Кавказ. Не определен. Малый.

51. **Левинсон-Лессинг Ф. Ю. (Lewinson-Lessing).** Год не установлен. Уральская обл., Оренбургская губерния. Солончаковые растения, в пачке есть список внутри рубашек, этикеток нет. Определен. Малый.

52. **Линдеманн Э. Э. XVI—XIX вв.** Европа, Северная и Южная Америка и др. В гербарии хранится рукописный «Catalogus herbarii scrisit Ed. Lindemann 1876». Много коллекторов (Lindemann, 1884). Определен. Большой (более подробно об этой коллекции см.: Бубырева и др., 2003б).

53. **Литвинов Д. И. 1887—1889.** Донская обл. Определен. Малый.

54. **Мазаракий В. В. 1899.** Санкт-Петербургская губерния. «Гербарий флоры СПб. губернии, вып. V». Определен. Малый.

55. **Маркович А. А. 1890.** Кавказ, Имеретия. Определено Т. Цыриной. Малый.

56. **Маркович А. А. 1914.** Кавказ, окрестности г. Сухуми. Определен Т. Цыриной. Определен. Средний.

57. **Мельвиль Г. А. 1900—1918.** Калужская губерния. Определен. Малый.

58. **Молчанов В. 1912.** Кавказ, близ села Илурта. Определила Т. Цырина. Частично определен. Малый.

59. **Ниман Р. Ф., Георгиевский А. 1882—1900.** Карелия, Олонецкая губерния, долина р. Свирь. Определен. Средний.

60. **Ниман Р. Ф., Гюнтер А. 1890—1900.** Карелия, Олонецкая губерния. Определен. Средний.

61. **Ниман Р. Ф., Држецкая. 1898.** Мурманская губерния, Мурманское побережье, Соловецкие острова, Кольский п-ов. Часть образцов из этой коллекции инсерирована. Определен. Средний.

62. **Ниман Р. Ф. 1903.** Соловецкие острова, Кольский п-ов. Определен. Малый.

63. **Ниман Р. Ф. 1904—1905.** Лифляндская губерния, о-в Эзель. Часть гербария лежит в общем фонде. Частично определен. Большой.

64. **Ниман Р. Ф.** Год не установлен. Дендрологический гербарий, к пачке приложен список видов. Определен. Средний.

65. **Ниман Р. Ф.** Год не установлен. Подборка гербария «Морфологический гербарий» (сорные травы, морфологический гербарий, деревья). Определен. Средний.

66. **Новопокровская. 1911.** Донская обл. Определен. Малый.

67. **Носилов К. Д. 1887.** Ливан, Египет, северный берег Красного моря. Растения вклеены в тетрадь с указанием «Императорскому обществу». Не определен. Малый.

68. **Носилов К. Д. Около 1888—1889.** Город Мурманск, Новая Земля. Прикреплен к альбомным листам, на альбоме надпись «Александру Иннокентьевичу». Не определен. Малый.

69. **Партанский Н. П. 1881—1882.** Самарская губерния. Определен. Малый.

70. **Пастухов Н. Л. 1915.** Кавказ. Частично определен. Малый.

71. **Пачоский И. К. 1885—1888.** Киевская, Херсонская губерния, Польша. Определен. Средний.

72. **Пачоский И. К. 1888.** Южная Украина, Крым. Частично определен. Малый.

73. **Пачоский И. К. 1888.** Украина, Молдавия. Определен. Малый.

74. **Пашкевич В. В. 1877—1881.** Минская губерния. Определен. Большой.

75. **Педдакс. 1889—1900.** Крым. Частично определен. Малый.

76. **Полиус Б. 1912.** Сибирь. Забайкалье, бассейн р. Туры. Не определен. Малый.

77. **Полторацкий А. В. 1881—1887.** Черниговская губерния. Определен. Большой.

78. **Райкова И. А. 1916—1917.** Казахстан, Сырдарьинская обл., р. Талас. Не определен. Средний.

79. **Регель К. В., Ниман Р. Ф. 1892—1914.** Архангельская губерния, Кольский п-ов. Определен. Средний.

80. **Регель К. В. 1913.** Архангельская губерния, с. Умба, Александровский уезд. Определен. Малый.

81. **Ретовски О. (Retowski). 1876.** Подолия. Определен. Малый.

82. **Розен В. В.** Год не установлен. Тульская губерния. Частично определен. Малый.

83. **Савкова А. В. 1916.** Кавказ, Тифлисская губерния, Горийский уезд, окрестности с. Бакуриани. На этикетках «Гербарий Петроградских Женских курсов». Определен. Малый.

84. **Селиванова Е. А. 1916.** Тифлисская губерния, с. Бакуриани. Коллектор установлен по почерку. Не определен. Малый.

85. **Сидоров В. 1888.** Екатеринославская губерния. Определен. Большой.

86. **Сидоров В. 1889.** Южный Урал, Челябинский уезд. Определен. Средний.

87. **Смирнов В. И. 1911—1913.** Сибирь, Забайкалье. Не определен. Малый.

88. **Снятков А. А. 1883—1886.** Вологодская губерния, Вологодский уезд. На пачке написано: «есть список». Определен. Малый.

89. **Срединский Н. К. 1872—1873.** Средняя Россия (?) Возможно, шире диапазон сбора. Определен. Средний.

90. **Срединский Н. К. 1876.** Россия. «Herbarium cryptogamicum rossicum», fasc. I, 1—25. Определен. Малый.

91. **Стрельников И. Д. 1914—1915.** Южная Америка, Парагвай. Дар А. П. Соколовской. Определен. Малый.

92. **Сукачев В. Н. 1900.** Курская губерния, Белгородский уезд. Определен. Малый.

93. **Сущинский, 1889—1890.** Казанская губерния, Спасский уезд. Не определен. Средний.

94. **Тарасов, Кобзин. 1850.** Орловская губерния. Частично определен. Малый.

95. **Траншель В. 1890.** Саратовская губерния, Балашовский уезд. Определен. Средний.

96. **Трофимов. 1912.** Закавказье. Частично определен. Малый.

97. **Туркевич С. Ю., Гольде К. Л. 1872—1904.** Украина, Волынская губерния, Житомирский, Ровенский и др. уезды. Определен. Средний.

98. **Туркевич С. Ю. 1909.** Волынская губерния, окрестности г. Житомира. Определен. Малый.

99. **Туркевич С. Ю. 1909—1910.** Подольская губерния, Балтийский уезд. Определен. Средний.

100. **Циммерман Е. 1917.** Подольская губерния. Частично определен. Средний.

101. **Четыркина А., Воронова Г. 1916.** Смоленская губерния, Поречский уезд. Определен. Малый.

102. **Шенников А. П., Игошина, Богдановская-Гиенэф И. Б., Баратынская Е. П. 1917.** Симбирская губерния, Симбирский уезд. На этикетках «Ульяновская губерния из гербария экспедиции А. П. Шенникова». Определен. Средний.

103. **Шукевич И. Ф. 1882.** Самарская губерния, Новоузенский уезд. Не определен. Малый.

Коллекции, собранные после 1917 г.

1. **Андреев А. Г. 1979.** Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, дер. Рудная Горка, каньон р. Рагуша. Определен. Большой.

2. **Андрушко А. М. 1935.** Средняя Азия, Кызыл Кум, центральная часть. Не определен. Малый (около 20 листов). Коллектор — зоолог, специалист по грызунам.

3. **Андрушко А. М. 1938.** Центральный Казахстан, Карагандинская обл. Не определен. Средний.

4. **Антонова. 1956.** Крым. Не определен. Малый (около 80 листов).

5. **Бакташева Н. М. 1980-е годы.** Калмыцкая АССР. Частично определен. Средний.

6. **Бархатов Д. 1970.** Таджикская ССР, Горно-Бадахшанская АО, пос. Харгуш. Не определен. Малый (20—30 листов).

7. **Баясгалан Д. 1967.** Монголия, окрестности г. Улан-Батора. Определен. Малый.

8. **Беатус И. С. 1972.** Архангельская обл., Холмогорский р-н, окрестности г. Емецк. Частично определен. Средний.

9. **Бенкен А. 1951.** Закарпатская Украина, г. Ужгород, Перечин и др. Частично определен. Средний.

10. **Березанцев А. Ю. 1970.** Белгородская обл., заповедник «Лес на Ворскле». Не определен. Средний.

11. **Березанцев А. Ю. 1970.** Белгородская и Куйбышевская области, Крым. Не определен. Малый.

12. **Березанцев А. Ю. 1986.** Владимирская обл. Не определен. Малый.

13. **Блюменталь И. Х., Чернов. 1930.** Казахстан, Кустанайский округ. Не определен. Малый.

14. **Блюменталь И. Х. 1931—1932.** Казахская ССР. Частично определен. Средний.

15. **Блюменталь И. Х., Седельникова. 1938.** Памир. Определен. Средний.

16. **Бобров А. С., Быков Н. И. 1930—1935.** Дальний Восток, Сковородинская опытная морская станция. Не определен. Малый.

17. **Бойко Э. А. 1970.** Дальний Восток. Род *Senecio*, каждого вида много образцов. Видимо, материалы к кандидатской диссертации. Определен. Средний.

18. **Бордиков, Халилов. 1934.** Азербайджанская ССР. На этикетках надпись: «Сектор по борьбе с сорняками Всесоюзного Института защиты растений, коллекция сорняков риса». Определен. Малый.

19. **Борисова (Бекряшева) А. Г. 1934.** Туркмения, Копет-Даг. Надпись на этикетках: «Гербарий ВИРа зернобобовых культур». Определен. Средний.

20. **Буданцев А. Л. 1979.** Нахичеванская АССР (Азербайджан), Шахбузский р-н. Не определен. Средний.

21. **Бялт В. В. 1989—1990.** Ленинградская обл. Определен. Средний (135 экземпляров).

22. **Вагина. 1940.** Северный Кавказ, верхняя часть бассейна р. Теберды. На этикетках надпись: «Кабинет геоботаники ЛГУ». Не определен. Малый.

23. **Вазингер-Алекторова А. В. 1933.** Азербайджан, Ленкоранский р-н. На этикетках надпись: «Сектор по борьбе с сорняками Всесоюзного Института защиты растений, материал по сорнякам риса». Частично определен. Малый.

24. **Вакуленко А. С. 1963.** Камчатская обл., Корякский р-н. Частично определен. Малый.

25. **Варгина Н. Е., Толмачев А. И., Постовалова Г. Г. 1963.** Коми АССР. Разные семейства, в основном водные. Частично определен. Малый.

26. **Варгина Н. Е. 1964.** Архангельская обл., р. Мезень. Есть номера на газетах. Не определен. Малый.

27. **Варгина Н. Е. 1981.** Архангельская обл., г. Каргополь. Определен. Большой.

28. **Варгина Н. Е., Науменко Н. И. 1984—1985.** Архангельская обл., Пинежский р-н, д. Нюхча. Определен. Большой.

29. **Варгина Н. Е. 1986.** Ленинградская обл., Лужский р-н, Сяберский заказник. Определен. Малый.

30. **Василевская В. К. 1936.** Средняя Азия, Памир. Частично определен. Малый.

31. **Васильев Б. Р. 1962—1965.** Африка, Мали. Не определен. Средний.

32. **Васильева Л. Н. 1935.** Краснодарский край, Майкопский р-н, Кавказский заповедник. Определен. Средний.

33. **Вознесенская Е. В. 1970.** Туркменская ССР, ст. Репетек. Не определен. Малый.

34. **Галкин, Жукова. 1946.** Южный Сахалин. Не определен. Мал.

35. **Ганичева Н. В. 1984—1985.** Ленинградская обл., Ломоносовский р-н, Гостилицкий заказник. Частично определен. Средний.

36. **Гасконский. А. А. 1950—1970.** Архангельская обл. Гербарий Архангельского музея. Определен. Малый.

37. **Гельд, Рахманина С. 1935.** Казахстан. Определен. Малый.

38. **Гетц. 1959.** Алтай, окрестности г. Бийска. Не определен. Малый.

39. **Голубцова Е. В. 1946.** Кольский п-ов, Хибины. Частично определен. Средний.

40. **Горбунова В. П. 1930.** Узбекистан, окрестности г. Ферганы. Не определен. Малый.

41. **Гордеев, Дроздова, 1949—1954.** Дальний Восток, Курильские острова (Итуруп, Кусакин). Определен. Малый.

42. **Городков Б. И. 1932.** Хабаровский край. Пенжинская губа. Сборная пачка. Частично определен. Малый.

43. **Городкова-Селиванова Е. А. 1930.** Средне-Волжский край, Оренбургский округ. На этикетках надпись: «Институт агропочвоведения». Не определен. Средний.

44. **Городкова-Селиванова Е. А. 1937.** Мурманская обл., Кольский п-ов. Не определен. Малый.

45. **Горячева Е. П. 1927.** Крым. Определен. Малый.

46. **Григорьев Ю. С. 1968.** Ленинградская обл. Сем. *Poaceae.* Определен. Малый.

47. **Грушвицкий И. В. 1936.** Южно-Уссурийский край. Определен. Малый.

48. **Гускина И. М. 1977.** Ленинградская обл. Сем. *Violaceae.* Определен. Малый (около 50 листов).

49. **Гутман П. 1940.** Северный Кавказ, верхняя часть бассейна р. Теберды. Передано с кафедры геоботаники во время переезда на Средний пр. Васильевского о-ва. Определен. Средний.

50. **Давыдова А. А., Никитина В. В., Жиленко Т. И. 1969.** Красноярский край. Частично определен. Малый.

51. **Дагаева В. К. 1936—1937.** Крым. Не определен. Малый.

52. **Дагаева В. К. 1936.** Кавказ. Определен. Средний.

53. **Дакеев В. 1936.** Армения. Краткие рабочие этикетки. Не определен. Средний.

54. **Денисова Г. А., Орлова Н. И., Высокоостровская И. Б. 1947.** Крым. Определен. Средний.

55. **Денисова Г. А., Высокоостровская И. Б. 1947.** Кавказ. Не указаны местонахождения. Определен. Средний.

56. **Дзюба О. Ф. 1978.** Камчатка. Не определен. Малый.

57. **Дитмер Э. Э. 1923.** Воронежская губерния, Бобровский уезд. Определен. Малый.

58. **Дмитриева, Миронова О. 1935.** Казахстан, хр. Таласский Ала-Тау. Определен. Средний.

59. **Добряков П. М. 1968—1971.** Архангельская обл. Водные растения. Не определен. Малый.

60. **Добычина Э. Г. 1964.** Кабардино-Балкария. Не определен. Малый (около 10 листов).

61. **Дорогостайская Е. В. 1955.** Сибирь, низовья р. Лены. Определен. Малый.

62. **Доронина А. Ю. 1994—1998.** Ленинградская обл., Карельский перешеек. Определен. Большой.

63. **Доронина Ю. А. 1958.** Южная Осетия, Эрмани, берег р. Эрмани-дон. На этикетках надпись: «Юго-Осетинский горно-луговой стационар АН СССР под руководством Е. А. Буш». Определен. Малый.

64. **Доронина Ю. А. 1968.** Псковская обл. Гербарий передан из ВИРа. Частично определен. Малый.

65. **Дроздова. 1932.** Киргизия, Миркенский Ала-Тау. Частично определен. Малый.

66. **Дуранов. 1934—1935.** Бурятская АССР. Очень неполные определения, написаны на рубашках. Не определен. Средний.

67. **Евдокимова Н. Н. 1985—1986.** Ленинградская обл., Лужский р-н, Черемнецкий заказник. Определен. Средний.

68. **Еремина М. К. 1948—1949.** Кольский п-ов, мыс. Турий. Не определен. Малый.

69. **Ершов Н. Ю. 1994—1995.** Новгородская обл., Валдайская возвышенность. Водная и прибрежная растительность, есть список видов. Определен. Малый.

70. **Ефимова А. Ф. 1932.** Якутская АССР, Анадырь. Анадырская экспедиция, сборная пачка. Частично определен. Малый.

71. **Жирмунский А. В. 1946.** Киргизия. Не определен. Малый. Коллектор — зоолог на Дальнем Востоке.

72. **Жирнов Ф. 1931—1936.** Туркмения, Кара-Кала. Определен. Средний. Интродуцированные виды сем. *Poaceae* и некоторые другие.

73. **Заверюха С. Г. 1962.** Памир. Определен. Малый (27 листов.)

74. **Залесский Д. М. 1936.** Южный Казахстан. Определен. Малый (около 50 листов).

75. **Зауер Л. М. 1938.** Крым. Определен. Малый.

76. **Зенченко В. В. 1992.** Средний Урал, пос. Калинино (Белая Гора). Определен. Малый.

77. **Иванов И. А. 1971.** Читинская обл. Передан из ВИРа. Не определен. Малый.

78. **Иванова Е. В., Постовалова Г. Г., Родионов Р. О., Крупкина Л. И. 1980.** Новгородская обл., Демянский р-н. Определен. Большой.

79. **Ипатов В. С., Пигулевская О. В. 1952.** Бурят-Монголия. Получено от кафедры геоботаники. Определен. Средний.

80. **Калугин А. 1973.** Алтайский край, Бурятия, Читинская обл., Сибирь. Определен. Малый.

81. **Каменская. 1940.** Северный Кавказ, верхняя часть бассейна р. Теберды. На этикетках «Кабинет геоботаники ЛГУ». Частично определен. Средний.

82. **Каппер М. А. 1935.** Казахстан, оз. Иссыкское, реки Большая и Малая Алма-Атинка. Много безымянных листов. Частично определен. Средний.

83. **Карякина Н. Н. 1977.** Казахстан. Не определен. Малый (20—30 листов).

84. **Кварцхелия Г. П., Шарова Л. Н., Солодовникова В. С. 1935.** Казахстан. На этикетках надпись: «Гербарий Ботанического Сектора Казахстанского филиала АН». Не определен. Средний.

85. **Кварцхелия Г. П. 1938.** Абхазия. Не определен. Малый.

86. **Кварцхелия Г. П., Шмидт Е. В. 1938.** Южная Осетия. Краткие записи на рубашках. Не определен. Средний.

87. **Кемпинская Д. П., Горловский. 1936—1938.** Кавказ, окрестности г. Геленджика. Не определен. Большой.

88. **Кириллов Н. С. 1988.** Ленинградская обл., окрестности ст. Можайская, гора Воронья. Определен. Малый.

89. **Кичева И. В. 1997.** Ленинградская обл., Кировский р-н, бассейн р. Мойки. Определен. Средний.

90. **Кичева И. В. 1999—2001.** Ленинградская обл., Тосненский и Кировский районы, бассейн р. Мги. Определен. Средний.

91. **Козачкова П. Ю. 1995.** Краснодарский край, г. Сочи, ботанический сад «Белые ночи». Определен. Малый.

92. **Козачкова П. Ю. 1994—1995.** Ленинградская обл., Тосненский р-н, окрестности пос. Саблино. Не определен. Средний.

93. **Козлова О. Г., Иваненко Ю. А. 1990—1991.** Ленинградская обл., Лужский р-н, бассейн р. Кемки. Определен. Большой.

94. **Колаковский А. А. 1929.** Азербайджан. Определил А. А. Гроссгейм, на этикетках «A. Grossheim. Plantae orientales. Геоботаническое обследование пастбищ ССР Азербайджана по заданию Наркозема». Частично определен. Малый.

95. **Корконосова Л. И., Миняев Н. А. 1948.** Ленинградская обл., побережье Финского залива. Сем. *Poaceae*. Определен. Средний.

96. **Коровин Е. П. 1926.** Средняя Азия, г. Старая Бухара. На рабочих этикетках подпись коллектора ЕК. Не определен. Средний.

97. **Кортышева Е. А. 1982—1983.** Карельская АССР, Лоухский р-н, МБС СПбГУ. Определен. Большой.

98. **Котлова Е. Р. Около 1995 гг.** С.-Петербург, Парголово I, II, Шуваловский парк. Частично определен. Средний.

99. **Краснощекова Е. А. 1991—1993.** Ленинградская обл., Кингисеппский р-н, Кургальский заказник. Определен. Большой.

100. **Курский П. И. 1935.** Таджикистан, пос. Вахш. Не определен. Средний.

101. **Кутова Т. Н., Шарова Л. Н. 1939—1940.** Кавказ, Южная Осетия. На этикетках «Южно-Осетинский горно-луговой стационар под руководством Е. А. Буш». Определен. Большой.

102. **Куцулина Е. В. 1988—1989.** Ленинградская обл., Тосненский р-н, пос. Лисино-Корпус, Лисинский заказник. Определен. Средний.

103. **Кушева Н. Н. 1960.** Западная Сибирь, Курганская обл., Курмамыш. Определен. Малый.

104. **Лавриненко О. Д. 1987.** Бурятская АССР, Северо-Байкальский р-н. Часть трассы БАМа. Определен. Средний.

105. **Лебедева Н. В. 1996—2002.** Ленинградская обл., Каравалдайский п-ов. Определен. Большой.

106. **Леонтьев А. М., Матвеева Е. П. 1933—1934.** Молого-Шекснинское междуречье, территория, ныне занятая Рыбинским водохранилищем. Волжско-Камская экспедиция под руководством А. П. Шенникова, разные коллекторы. Определен. Средний.

107. **Литвиненко Е. К. 1991—1992.** Псковская обл., Псковский р-н, д. Теребище, южный и юго-западный районы Ремдовского заказника. Определен. Большой.

108. **Луговая. 1951.** Краснодарский край, г. Туапсе. Не определен. Малый.

109. **Лукьянов Н. В. 1989.** Ленинградская обл., ст. Комарово. Определен. Малый.

110. **Лыонг Нгок Тоан. 1960-е годы.** Вьетнам. Не определен. Малый (около 20 листов).

111. **Машатин В. М. 1933.** Карелия. Виды рода *Carex*. Определен. Малый.

112. **Мельвиль Г. А. 1938—1941.** Ленинград, оранжерея Ботанического сада ЛГУ и, видимо, растения открытого грунта. Определен. Малый.

113. **Мизгерева О. Ф. 1935.** Туркмения, Копет-Даг. Определен. Малый.

114. **Минаева Е. Н. 1993—1999.** Ленинградская обл., окрестности г. Гатчины. Определен. Средний.

115. **Миняев Н. А. 1937.** Кольский п-ов. Не определен. Малый.

116. **Миняев Н. А. 1949.** Крым, Кавказ. Не определен. Малый.

117. **Миняев Н. А. 1949—1958.** Ленинградская обл., Карельский перешеек, станции Большая Ижора, Лисий Нос, Оять, Волховстрой. Частично определен. Средний.

118. **Миняев Н. А. 1960.** Псковская обл., окрестности оз. Кучане. Не определен. Средний.

119. **Миняев Н. А. 1963.** Новгородская обл., окрестности оз. Ильмень. Не определен. Малый.

120. **Миняев Н. А. 1968.** Ярославская обл., Угличский р-н. Не определен. Средний.

121. **Миняев Н. А. 1950-е годы.** Ленинградская обл. Не определен. Малый. Род *Lotus*.

122. **Миняев Н. А. 1950—1960-е годы.** Ленинградская обл., большей частью с Карельского перешейка. Частично определен. Средний.

123. **Миняев Н. А. 1960-е годы.** Кавказ, Донецкая обл., Калмыцкая АССР, Кабардино-Балкария, Новгородская обл. Не определен. Малый. Род *Lotus*.

124. **Михайлова В. А. 1986—1989.** Ленинградская обл., Лужский р-н, Сяберский заказник. Определен. Большой.

125. **Михайлова В. А. 1989—1990.** Вологодская обл., Андомский р-н. Определен. Большой.

126. **Михайлова В. А., Пчелина М. В. 1989.** Вологодская обл., Устюженский р-н. Определен. Большой.

127. **Михайлова В. А., Сницерова Н. В. 1990.** Вологодская обл., Никольский р-н. Определен. Большой.

128. **Мозговой А. С. 1988—1989.** Псковская обл., деревни Самолва, Ремда, Ремдовский заказник. Определен. Большой.

129. **Мохов Е. Р. 1976.** Киргизия. Указано «дубликаты» (из БИНа?). Определен. Малый.

130. **Мохова И. И., Селедцова Н. Е. 1976.** Ленинградская обл., Волосовский р-н, д. Хотнежи. Есть список видов в пачке. Определен. Средний.

131. **Муравьева О. А. 1930—1970-е годы.** Крым, Кавказ. Хвойные. Частично определен. Большой.

132. **Муравьева О. А., Флоровская Е. Ф. 1942—1943.** Саратовская обл., окрестности г. Саратова. Сборы осуществлялись вместе со студентами в эвакуации. Частично определен. Большой.

133. **Муравьева О. А., Борхварт В. С. 1962.** Города Калининград, Минск, Каунас, Одесса, Крым. В основном ботанические сады и дендрарии. Хвойные. Частично определен. Большой.

134. **Муравьева О. А. 1967.** Краснодарский край, окрестности г. Адлера, совхоз «Южные культуры». Не хвойные. Частично определен. Малый.

135. **Мусаев И. Ф. 1961.** Казахстан. Определен. Малый.

136. **Науменко Н. И., Росков Ю. Р. 1983.** Архангельская обл., окрестности г. Карпогоры. Определен. Средний.

137. **Науменко Н. И. 1986—1998.** Курганская обл. Определен. Большой.

138. **Небежев Р. Х. 1980.** Кабардино-Балкария. Определен. Малый. Род *Lotus*.

139. **Никитенко Е. И. 1935.** Сибирь, Чукотский п-ов. Частично определен. Малый.

140. **Никитин В. В., Иванов И. А., Жиленко Т. И. 1970.** Горно-Алтайская автономная обл. Сем. *Poaceae*, передан из ВИРа. Не определен. Малый.

141. **Нюркова Г. Ю. 1977.** Ярославская обл., Дарвинский заповедник. Часть листов из Вологодской обл. инсерирована в северный гербарий в 1997 г. Определен. Малый.

142. **Оноева Э. А. 1962.** Ленинградская обл., Лахтинское болото. Не определен. Средний.

143. **Оноева Э. А. 1966.** Бурятская АССР, Баргузинский заповедник. Не определен. Большой.

144. **Орлова Л. В., Спасская Н. А. 1986—1989.** Ленинградская обл., Выборгский р-н, заказник «Линдуловская роща». Определен. Большой.

145. **Орлова Н. И. 1947—1952.** Мурманская обл., Хибины, Кольский п-ов. Экземпляры *Sorbus gorodkovii*, род *Betula*, *Picea obovata*, *P. fennica*, род *Pinus*. Определен. Малый.

146. **Орлова Н. И., Денисова Г. А., Высокоостровская И. Б. 1947.** Крым, Никитская яйла. Не определен. Малый.

147. **Павлов. 1934.** Сибирь, Чукотский п-ов, мыс Певек. Частично определен. Малый. Определено Ю. П. Кожевниковым, сборная пачка.

148. **Палий. 1936.** Алтай. Частично определен. Малый.

149. **Пепик Л. Е. 1962.** Батумский ботанический сад. Сем. *Cupressaceae*. Частично определен. Средний.

150. **Петров А. В., Муратова В. С. 1921—1924.** Калининская обл., г. Вышний Волочек. Очень неравноценные пачки: некоторые определены, с местонахождениями, другие без местонахождений и не определены. Средний.

151. **Поваляева И. А. 1962.** Северный Казахстан. Много видов рода *Stipa*. Не определен. Малый.

152. **Пономаренко М. А. 1994.** Ленинградская обл., Ломоносовский р-н, окрестности ст. Дубочки, Большая Ижора. Приморская территория. Определен. Средний.

153. **Попов В. И. 1993.** Город С.-Петербург, морской порт. Определен. Большой.

154. **Постовалова Г. Г. 1961.** Коми АССР, окрестности с. Мордино. Определен. Малый.

155. **Постовалова Г. Г. 1963.** Коми АССР. Водные и другие растения, много без указаний местонахождений. Частично определен. Малый.

156. **Постовалова Г. Г. 1963—1965.** Архангельская обл. и Коми АССР. Водные растения. Определен. Средний.

157. **Постовалова Г. Г. 1964.** Архангельская обл., р. Мезень. Разные семейства. Частично определен. Малый.

158. **Прокопенко Л. П. 1981.** Донецкая обл. Частично определен. Малый.

159. **Румянцева Е. Е. 1993—1994.** Город С.-Петербург, парк Победы. Определен. Малый.

160. **Румянцева Е. Е. 1993—1994.** Ленинградская обл., ст. Университет, парк БиНИИ. Определен. Средний.

161. **Румянцева Е. Е. 1993—1996.** Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, пос. Сомино, Климово. Определен. Большой.

162. **Румянцева Е. Е., Котина Е. Л. 1996—1997.** Новгородская обл., Пестовский р-н, пос. Вятка. Определен. Средний.

163. **Самбук Ф. В. 1934—1935.** П-ов Таймыр. Сборная пачка. Частично определен. Малый.

164. **Самородова Г. Б. 1950.** Курская обл. Определен. Малый.

165. **Сапожников В. В. 1971.** Ташкентская обл. Не определен. Малый.

166. **Селиванова Е. А. 1926.** Дальний Восток. Частично определен. Большой.

167. **Селиванова Е. А. 1928.** Кавказ, окрестности г. Батуми, Зеленый мыс, ботанический сад. Не определен. Малый.

168. **Селиванова Е. А., Городков Б. И. 1929.** Кавказ, окрестности с. Гвилеты, верхнее течение р. Терека. Не определен. Малый.

169. **Селиванова-Городкова Е. А., Мельвиль Г. А. 1927.** Архангельская обл. Материалы Северо-Двинской экспедиции, этикеток нет, имеются только номера. Не определен. Малый.

170. **Селиванова-Городкова Е. А. 1928—1929.** Кавказ, окрестности с. Бакуриани. Не определен. Средний.

171. **Селиванова-Городкова Е. А. 1937.** Кольский п-ов. Не определен. Малый.

172. **Селюкова Е. В. 1987.** Бурятская АССР, Северо-Байкальский р-н, источник Дзелинда. Часть трассы БАМа. Определен. Средний.

173. **Семенова Т. Е. 1983.** Архангельская обл., Холмогорский р-н, Сийские озера. Частично определен. Средний.

174. **Сидибе К. 1975.** Гвинея. Частично определен. Малый.

175. **Сидорова. 1966.** Северный Кавказ, Краснодарский край, Лабинский р-н, окрестности с. Шедок. Не определен. Большой. Около 1000 образцов с рабочими этикетками, собирала гербарий ботаник-любитель.

176. **Симачева Е. В. 1960—1970-е годы.** Архангельская обл., Мезенский р-н. Частично определен. Большой.

177. **Симачева Е. В., Добряков П. М. 1972—1986.** Архангельская обл., Пинежский государственный заповедник. Определен. Средний.

178. **Синдеева И. А. 1980.** Новгородская обл., Крестецкий р-н. Частично определен. Малый.

179. **Синская Е. Н. 1939.** Краснодарский край, Тульский р-н. На этикетках рукой Синской написано: «Кавказская комплексная экспедиция АН СССР». Определен. Малый.

180. **Синская Е. Н. 1939.** Кабардино-Балкария. На этикетках рукой Синской написано: «Кавказская комплексная экспедиция АН СССР». Определен. Малый.

181. **Смирнова З. Н. 1930.** О-в Колгуев. Сборная пачка. Определен. Малый.

182. **Сницерова Н. В. 1990.** Ленинградская обл., Красносельский р-н, ст. Можайская, гора Воронья. Определен. Средний.

183. **Соколова Е. А. 1977—1978.** Туркмения, Каракалинский р-н. Определен. Малый.

184. **Соколовская А. П. 1927.** Костромская губерния, Кологривский уезд. Определен. Малый.

185. **Солодина Н. М., Варгина Н. Е., Постовалова Г. Г. 1982—1983.** Архангельская обл., Плесецкий р-н, пос. Кенозеро. Определен. Большой.

186. **Сочава В. Б., Цингер В. Н. 1934.** Нижне-Амурская обл. Определен. Средний.

187. **Спасская Н. А. 1983—1984.** Архангельская обл., Шенкурский р-н, д. Уколок. Сборы вместе со студентами. Определен. Большой.

188. **Спасская Н. А., Дорофеев В. И. 1979—1980.** Новгородская обл., Батецкий р-н. Гербарий частично инсерирован в северный фонд. Определен. Средний.

189. **Спасская Н. А., Чухина И. Г., Барбаш Т. В. 1987—1990.** Ленинградская обл., Выборгский р-н, заказник «Раковые озера». Определен. Большой (756 листов).

190. **Спасская Н. А. 1960—1970-е годы.** Большей частью северо-запад России, север, средняя полоса. Определен. Большой. Сем. *Brassicaceae.*

191. **Спиридонова. 1938.** Центральный Тянь-Шань, долина р. Аксай. Не определен. Малый.

192. **Станищева О. Н. 1960—1964.** Сибирь, пос. Малая Хета, низовья рек Енисей, Малая Хета. Есть список, составленный О. Станищевой с расшифровкой номеров на рубашках. Видовые определения принадлежат А. И. Толмачеву. Частично определен. Большой.

193. **Стулова И. Ф. 1982—1983.** Архангельская обл., Верхнетоемский р-н, пос. Верхняя Тойма. Определен. Большой.

194. **Сухотина И. 1964.** Средний Урал. Частично определен. Малый.

195. **Таганов Р. Т. 1960-е годы.** Средняя Азия, Каракумы. Частично определен. Малый.

196. **Тазьба С. М. 1934.** Ивановская обл., Костромской р-н. На этикетках «Волжско-Камская геоботаническая экспедиция Ботанического Института АН СССР под руководством проф. А. П. Шенникова». Частично определен. Малый.

197. **Тилина. М. С., Черепанов С. К. 1949—1950.** Калининградская обл. Частично определен. Малый.

198. **Тимина Н. Х. 1963—1964.** Кавказ. Частично определен. Средний.

199. **Трофимова А. В. 1994—1995.** Город С.-Петербург, Ботанический сад СПбГУ. Только древесные виды открытого грунта. Частично определен. Средний.

200. **Улле З. Г. 1971—1972.** Коми АССР, Архангельская обл. Сем. *Leguminosae*, систематический гербарий. Определен. Средний.

201. **Фалеева. 1948.** Урал, окрестности г. Свердловска. Определен. Малый.

202. **Филин В. 1958.** Западная Чукотка, о-в Айон. Не определен. Малый (18 листов, род *Draba*).

203. **Фомичева Г. И. 1968.** Средняя Азия, Крым. Род *Juniperus* и его спутники. Определен. Большой.

204. **Фролов А. К. 1972.** Сибирь, п-ов Таймыр. Определен. Малый.

205. **Хмельницкая М. В. 1986.** Ленинградская обл., Лужский р-н, Шалово-Перечицкий заказник. Определен. Средний.

206. **Цукерваник Т. И. 1950.** Южный Казахстан. Не определен. Малый.

207. **Цылина Л. Г. 1949—1953.** Туркменская ССР, ст. Репетек. Определен. Малый.

208. **Часовенная А. А. 1932.** Казахстан, Семиозерный р-н. Надпись на этикетках: «Ленинградская геоботаническая экспедиция». Частично определен. Средний.

209. **Черепанов С. К. 1949.** Калининградская обл. Не определен. Средний.

210. **Чечелева Е. А. 1957—1959.** Ленинградская обл., поселки Комарово, Прилуки, Солнечное и др. Сборы исключительно по побережью. Определен. Средний.

211. **Чумина Е. К. 1983—1984.** Архангельская обл., Плесецкий р-н, пос. Кенозеро. В основном водные растения. Частично определен. Средний.

212. **Чупов В. С. 1961.** Астраханская обл. Частично определен. Малый.

213. **Чухина И. Г. 1990.** Северный Алтай. Частично определен. Малый.

214. **Шахова Ю. Е. 1990—1992.** Ленинградская обл., Красносельский р-н, ст. Можайская, горы Кирхгоф и Ореховая. Частично определен. Средний.

215. **Шенников А. П., Голубева М. М. 1928.** Вологодская обл., окрестности г. Вологды. Определен. Средний.

216. **Шилова И. Н. 1995.** Курганская обл. Виды рода *Potentilla*. Определен. Малый.

217. **Шишкова Е. Д., Шматок Л. Д. 1936.** Казахстан. Надпись на этикетках: «Ленинградская Алма-Атинская экспедиция». Частично определен. Большой.

218. **Шмидт В. М. 1973—1974.** Ленинградская обл., Тихвинский р-н. Студенческая практика «Местная флора» с участием студентов: В. Разживин, Т. Кравцова, Л. Прокопенко, И. Беатус, Т. Крестовская. Определен. Средний.

219. **Шурова Е. А. 1967.** Урал. Частично определен. Малый.

220. **Эйхвальд К. (Eichwald). 1933—1939.** Эстония. «Eesti taimed-estonian plants». 4 части по 50 растений. Этикетки типографские. Определен. Средний.

221. **Ярошевская. 1952.** Иркутская обл. Экспедиция М. Г. Попова. Частично определен. Малый.

222. **Ярошевская. 1954.** Украина, Крым. Не определен. Малый.

223. **Ярошенко. 1935.** Туркмения, Карлюкский р-н. Частично определен. Средний.

Коллекторы не установлены или пачки сборные (несколько коллекторов)

1. **1832.** Европа. Виды: *Iberis nudicaulis*, *Ruscus racemosus*, часть этикеток напечатана готическим шрифтом. Определен. Малый.

2. **1865—1867.** Могилевская губерния. Определен Е. И. Исполатовым. Средний.

3. **1867.** Симбирская губерния, Симбирское опытное поле. Список видов в пачке с гербарием. Определен. Малый.

4. **1881.** Саратовская губерния, Кузнецовский уезд, д. Полянки. Частично определен. Малый.

5. **1882.** Город Воронеж. Без этикеток, но со списком и с номерами. Определен. Малый.

6. **1887.** Полтавская губерния. Не определен. Средний.

7. **1890.** Город С.-Петербург. Флора города и Дудергофских высот. Частично определен. Средний.

8. **1913.** Эстония, г. Силламяги. Рабочие этикетки не полные. Частично определен. Малый.

9. **1913.** Семипалатинская обл. Казахстан. Не определен. Малый.

10. **1914.** Украина, окрестности г. Одесса, солончаки. Не определен. Малый.

11. **1933.** Карелия, с. Кончозеро. Не определен. Малый.

12. **1933.** Таджикистан, долина р. Вахш. Частично определен. Малый.

13. **1939.** Восточно-Казахстанская обл., юго-западный Алтай. Определен. Малый.

14. **1965.** Сирия. Не определен. Средний. Предположительно гербарий М. Толмачевой.

15. **XIX в.** Средняя Европа. Этикетки напечатаны, 4 пачки, надпись на пачках: «Принесено в дар Ботаническому кабинету СПб университета Анатолием Михайловичем Зеленским, 11 февраля 1899 года». Определен. Средний.

16. **Год не установлен.** Саратовская губерния, Вольский уезд. Растения, собранные директором Вольского реального училища. Определен. Малый.

17. **Коллекторы разные. 1873—1878.** Екатеринославская губерния. Часть гербария определена Е. И. Исполатовым, гербарий собирался для А. Н. Бекетова. Определен. Большой.

18. **Коллекторы разные. 1880—1890.** Архангельская губерния. Гербарий Архангельского музея. Определен. Малый.

19. **Коллекторы разные. 1960—1970-е годы.** Архангельская обл. и Коми АССР. Частично определен. Малый.

20. **Коллекторы разные. Таджикистан. 1975.** Гербарий флоры Таджикистана с типографскими этикетками. Определен. Малый.

21. **Коллекторы разные. Дальний Восток. Разные годы.** Частично определен. Малый.

Благодарности

Автор искренне благодарен А. К. Сытину за просмотр рукописи и критические замечания.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования РФ (проект № 1127).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бубырева В. А., Бялт В. В., Орлова Л. В. Коллекция Г. П. Бонгарда в гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB) // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 2. С. 125—133.

Бубырева В. А., Бялт В. В., Орлова Л. В. Эдуард Эммануилович Линдеманн и его коллекция в гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского университета (LECB) // Бот. журн. 2003б. Т. 88. № 11. С. 135—143.

Плетнев П. А. Отчет ректора // Годичный акт в Санкт-Петербургском университете 1847 г. СПб., 1847. С. 1—71.

Скворцов А. К. Гербарий. М., 1997. 199 с.

Lindemann E. E. Dritter Bericht über den Bestand meines Herbariums // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1884. Pt 4. P. 265—308.

SUMMARY

The list of the herbarium collections kept at the Department of Botany (LECB) is published. All collections are divided into three groups: collected before 1917, after 1917, and materials without a collector name (or collected by a group of collectors). In total, the first group numbers 103 collections, the second 223 collections, the third 21 collections. For each collection the following data are given: the collector's name, the date of collection, the locality and the volume of collection.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 582.3/9 : 576.316.7 (571.63)

© Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ФЛОРЫ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

N. S. PROBATOVA, E. G. RUDYKA, A. E. KOZHEVNIKOV, Z. V. KOZHEVNIKOVA.
CHROMOSOME NUMBERS OF SOME REPRESENTATIVES OF THE FLORA
OF THE PRIMORSKY TERRITORY

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН. Лаборатория высших растений
690022 Владивосток, пр. Столетия, 159
E-mail: probatova@ibss.dvo.ru
Поступила 24.11.2003

Приведены числа хромосом для 35 видов флоры Приморского края из 28 родов и 15 семейств. Впервые числа хромосом установлены у 12 видов и еще для 2 видов получены неизвестные ранее данные. Для многих видов российского Дальнего Востока хромосомные числа определены впервые. В роде *Adenophora* предлагается новая номенклатурная комбинация.

Ключевые слова: числа хромосом, сосудистые растения, Приморский край, российский Дальний Восток.

Приводятся новые результаты кариологического изучения флоры Приморского края. Они являются частью многолетнего исследования чисел хромосом у видов флоры южной части российского Дальнего Востока (РДВ), осуществляемого в Лаборатории высших растений БПИ ДВО РАН.

Числа хромосом определила в основном Э. Г. Рудыка (с пометкой «С. Ш.» — С. А. Шаталова), преимущественно по сборам А. Е. Кожевникова и З. В. Кожевниковой, большей частью из бассейна оз. Ханка. Комментарии составила и сообщение подготовила Н. С. Пробатова. Новые числа хромосом отмечены звездочкой (*), заносные виды приведены со значком «+».

В целях сокращения количества источников, которые следовало процитировать в аннотациях к видам, ссылки здесь даны преимущественно на справочные издания и «индексы», содержащие соответствующие работы разных авторов.

Alliaceae

Allium anisopodium Ledeb., **2n = 16** (1 sat). Приморский край (далее — ПК), Ханкайский р-н, 4 км к югу от пос. Турий Рог, берег оз. Ханка близ устья Второй Речки, прибрежный редкостойный дубняк, 29 VIII 1997, № 7727, А. Кожевников, З. Кожевникова. Южносибирско-дальневосточный скально-луговой вид. В литературе более всего определений хромосом приходится на 2n = 16, в том числе из Сибири и из Китая, встречаются также указания 2n = 16 + 0—1B, однако 2n = 18 и 36 с «Дальнего Востока» представляются нам сомнительными (см. Агапова и др., 1990; Index..., 1985, 1994, 1998, 2000).

Leontopodium palibinianum* Beauverd, **2n = 26. ПК, Партизанский р-н, окр. бухты Шепалова (к северо-востоку от мыса Поворотный), сухой арундинелловый луг на приморском склоне, 20 X 1999, № 8015, С. Прокопенко. Эндемик восточного макросклона Сихотэ-Алиня, тяготеющий к морским побережьям. Скально-луговой вид. Исследован в кариологическом отношении впервые: установлено диплоидное число хромосом (при x = 13). Полиморфный род *Leontopodium* (Pers.) R. Br. еще очень слабо изучен кариологически на РДВ.

+*Mulgedium tataricum* (L.) DC. (*Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey.), **2n = 18**. ПК, Михайловский р-н, окр. пос. Новошахтинский, сорное на ж.-д. насыпи, 24 VIII 2002, № 8936, В. Лапенко. Евросибирско-центральноазиатский вид. Редкое заносное растение на РДВ, где он исследован впервые. Выявленное число хромосом 2n = 18 — наиболее обычное для этого вида. Изредка встречаются также 2n = 16 и 27 (Index..., 1984, 1998).

Saussurea amurensis Turcz., **2n = 26**. ПК, Пограничный р-н, 3—5 км к востоку от пос. Байкал, долина ключа, сырой разнотравный луг, 22 VII 1998, № 7646, А. Кожевников, З. Кожевникова. Преимущественно амуро-корейский опушечно-луговой вид, отличающийся очень значительным полиморфизмом, что подтверждает наличие у него нескольких кариологических рас (2n = 26, 48, 52, 54, 78 — см. Агапова и др., 1990). Примечательно, что диплоидная раса (2n = 26) установлена нами лишь в бассейне р. Амур (сюда относится также и Приханковье, откуда взят исследованный образец), тогда как в бассейне притока Амура — р. Буреи — было выявлено тетраплоидное число хромосом 2n = 54, а наивысшее — 2n = 78 — известно из Прибайкалья. Это первое определение диплоидного числа хромосом для вида в Приморском крае, где до сих пор выявляли 2n = 52 (Гурзенков, 1973; Волкова и др., 1994). Диплоидная раса в пределах полиморфного вида, несомненно, указывает на наиболее древнюю часть его общего ареала.

Scorzonera albicaulis Bunge, **2n = 14**. ПК, Пограничный р-н, 4—5 км к северу от пос. Дворянка, левобережье р. Комиссаровки, близ озера под южным склоном «высоты 261.1 м», опушка дубняка, 28 VIII 1997, № 7604, А. Кожевников, З. Кожевникова. Преимущественно амуро-корейский опушечно-луговой вид. В бассейне р. Амур исследован впервые. Диплоидное число хромосом 2n = 14, по-видимому, константно: вид был исследован ранее в Приморском крае в бассейне р. Раздольной и на островах залива Петра Великого, а число хромосом 2n = 12, приведенное с «Дальнего Востока» без указания местонахождения, вряд ли относится к *S. albicaulis* (см. Агапова и др., 1990).

Taraxacum coreanum Nakai, **2n = 24** (С. Ш.). ПК, Октябрьский р-н, окрестности с. Ново-Георгиевка, левобережье р. Раздольной, по краю приречных ивняков, 30 V 1998, № 7656, А. Кожевников, З. Кожевникова. Китайско-корейский скально-отмельный белоцветковый вид, лишь едва заходящий в пределы РФ на крайнем юге Приморского края. Нами получено новое число хромосом для *T. coreanum*. До сих пор оно было известно из Приморья как 2n = 32 (Пробатова и др., 1991). Очевидно, раса с 2n = 24 является триплоидной, что нередко в апомиктическом роде *Taraxacum* Wigg. В литературе для *T. coreanum* мы нашли 2n = 36 (см. Хромосомные..., 1969).

Campanulaceae

***Adenophora probatovae A. E. Kozhevnikov, nom. et stat. nov.** — *A. verticillata* Fisch. var. *primorskensis* A. E. Kozhevnikov, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 280. — Тип: «Приморский край, Тернейский р-н, устье р. Венюковка, на берегу моря, 26 VIII 1982, И. Б. Вышин, А. Э. Врищ» (VLA).

2n = 34. ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Благодатное, берег моря, 16 IX 2002, № 8914, И. Нестерова. Эндемичный для восточного макросклона Сихотэ-Алиня прибрежноморской (скально-луговой) вид. Отличается от близкого вида *A. verticillata* Fisch. густым белым опушением стеблей и листьев, продолговато-яйцевидными листьями в мутовках, сближенных в средней части стеблей, более широко раскрытыми венчиками и более крупными долями чашечки (около 2.5 мм дл.). Число хромосом определено впервые. Диплоид (2x). У близкого амуро-корейского опушечно-лугового вида *A. verticillata*, разновидностью которого он ранее считался, число хромосом, по всей вероятности, еще не установлено.

Caryophyllaceae

Gypsophila pacifica Kom., **2n** = **34**. ПК, Пограничный р-н, 5—8 км к востоку от пос. Байкал, долина ключа, травяно-кустарниковые сообщества на склоне, 18 VII 1998, № 7733, А. Кожевников, З. Кожевникова. Амуро-корейский скально-луговой вид, нередко выходящий и на морские побережья. *G. pacifica* был исследован в Приморском крае на островах залива Петра Великого, где выявлено это же, диплоидное, число хромосом 2n = 34 (Пробатова, Соколовская, 1983 и новые данные). Раннее указание 2n = 68 (Favarger, 1946 — цит. по: Хромосомные..., 1969) вряд ли относится к этому виду. В бассейне р. Амур этот вид исследован впервые.

Pseudostellaria rigida* (Kom.) Pax, **2n = **32**. ПК, Ольгинский р-н, окр. с. Милоградово, бухта Красная Скала, у подножия склона, на щебне, 28 IV 2002, № 8841, А. Кожевников, З. Кожевникова. Эндемик восточного макросклона Сихотэ-Алиня (исследован близ своего «классического местонахождения»). Скальный вид. Число хромосом определено впервые. Этот небольшой и почти исключительно восточноазиатский род еще слабо изучен в кариологическом отношении. Для двух других его видов указываются числа хромосом 2n = 32 и 96 (см. Хромосомные..., 1969; Index..., 1984, 1991).

Chenopodiaceae

Teloxys aristata (L.) Moq. (*Chenopodium aristatum* L.), **2n** = **18**. ПК, Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, р. Раздольная, на песчаной косе, 12 IX 1997, № 7621, В. Баркалов. Преимущественно южносибирско-центральноазиатский отмельный вид, он заходит на РДВ почти исключительно на юге ПК. Впервые исследован на РДВ. Диплоидное число хромосом 2n = 18 было известно для вида из Сибири и других регионов (см. Агапова и др., 1990; Index..., 1991, 1998).

Cyperaceae

Carex pseudocuraica* F. Schmidt, **2n = **32—34**. ПК, Партизанский р-н, берег оз. Волчанец, на сплавине, 1991 г., № 7013, Н. Пробатова, Э. Рудыка. Преимущественно амуро-японский водно-болотный вид. Число хромосом у *C. pseudocuraica* определено впервые.

C. tenuiformis Lévl. et Vaniot, **2n = 40**. ПК, Чугуевский р-н, бассейн р. Уссури, массив горы Облачная, высота 1600 м над ур. моря, в поясе кедрового стланика, на каменистых участках, 27 IX 1997, № 7480, Е. Кудрявцева. Амуро-японский горно-тундровый вид, достаточно полиморфный. На РДВ вид исследован впервые. В литературе имелось единственное указание числа хромосом у *C. tenuiformis*, которое также составляет 2n = 40 (Löve et al., 1957 — цит. по: Хромосомные..., 1969).

Eleocharis kamtschatica (C. A. Mey.) Kom., **2n = 16**. ПК, Партизанский р-н, окр. пос. Анна, бухта в 1 км от поселка, в воде лагунного озера, 22 VIII 1997, № 7340, Н. Пробатова, С. Шаталова. Северопацифический прибрежноводно-болотный вид, тяготеющий к морским побережьям. Впервые выявлена диплоидная раса вида (2n = 16). До сих пор были известны числа хромосом 2n = 38—40, 56 (Кожевников и др., 1986), определенные на материале с Сахалина и из бассейна р. Рудной в Приморском крае. Для близкого вида *E. uniglumis* (Link) Schult. известны чрезвычайно разнообразные числа хромосом, от 2n = 16 до 2n = 92, а на Чукотке — 2n = 46 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990).

Dipsacaceae

+*Knautia arvensis* (L.) Coult., **2n = 40**. ПК, Михайловский р-н, 4 км к северо-востоку от с. Новое, сорное близ дороги, 27 VIII 2002, № 8896, В. Лапенко. Европейско-центральноазиатский вид. Редкое заносное растение на РДВ. Число хромосом на РДВ определено впервые. В пределах *K. arvensis* многочисленные авторы наиболее часто выявляли два числа хромосом: 2n = 20 и 40, соответствующие двум уровням плоидности (2x, 4x) (см. Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1996). Как видим, на РДВ проникает тетраплоидная раса *K. arvensis*.

Scabiosa lachnophylla Kitag., **2n = 18.** ПК, Ханкайский р-н, 4 км к югу от пос. Турий Рог, побережье оз. Ханка, сухой разнотравный луг, 20 VIII 1997, № 7648, А. Кожевников, З. Кожевникова. Амуро-корейский скально-луговой вид, единственный представитель крупного рода *Scabiosa* L. на РДВ. До сих пор было единственное определение числа хромосом у *S. lachnophylla*, из Приморского края (Соколовская, 1966). В последнее время он был исследован нами также близ северной границы ареала — в Сихотэ-Алинском заповеднике. Диплоидное число хромосом 2n = 18 у *S. lachnophylla*, очевидно, константно. В бассейне р. Амур этот вид исследован впервые. Других данных для вида в литературе не найдено.

Lamiaceae

Lycopus alissoviae* Probat. [1995, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 7 : 347]. **2n = 22. ПК, Ханкайский р-н, 4 км к югу от пос. Турий Рог, берег оз. Ханка близ устья Второй Речки, сырой берег мелкого водоема, 29 VIII 1997, № 7562, А. Кожевников, З. Кожевникова. Гибридогенный вид, пока известный только с побережья оз. Ханка и из верхней части бассейна р. Уссури. Мы считаем, что в его формировании участвовал *L. hirtellus* Kom. вместе с *L. uniflorus* Michx., а не *L. maackianus* (Maxim.) Makino. Этим объясняется, в частности, почему *L. alissoviae* распространен почти исключительно в Приханковье, где только и встречается *L. hirtellus* (*L. maackianus* и особенно *L. uniflorus* имеют гораздо более широкое распространение на РДВ).

+*Stachys palustris* L., **2n = 64**. ПК, Партизанский р-н, залив Восток, песчаный берег залива, в районе биостанции, 10 VIII 2002, № 8958, В. Нечаев. Почти голарктический вид (в ряде стран он, возможно, заносный). На РДВ — это довольно редкое заносное растение. Очень полиморфный вид, в том числе и в кариологическом отношении: известны числа хромосом 2n = 32, 34, 48, 64, 96, 102 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, и др.). По нашим наблюдениям, в Приморье *S. palustris* может гибридизировать с местным видом *S. aspera* Michx.

Thymus ternejicus* Probat. [1995, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 7 : 359], **2n = 24. ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Благодатное, остепненная морская терраса, 25 VIII 2003 г., № 9022, И. А. Нестерова. Эндемичный для восточного макросклона Сихотэ-Алиня прибрежноморской вид тимьяна. Исследован впервые, и притом в «классическом местонахождении». В настоящее время известно новое местонахождение этого уникального вида, включенного в разрабатываемую Красную книгу Приморского края: Кавалеровский р-н, устье р. Зеркальная (Тадуши), бухта Зеркальная, песчано-галечный пляж, часто, 2001 г., А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова (VLA). В последнем случае среди аспектирующих растений с розовыми цветками была собрана также белоцветковая форма (приводится для вида впервые).

Poaceae

Alopecurus aequalis Sobol., **2n = 14** (С. Ш.). ПК, Чугуевский р-н, южный склон горы Облачная, верховье ключа Гнилой, 28 VII 1996, № 7286, А. Кожевников, З. Кожевникова. Голарктический отмельный вид, наиболее изученный в разных районах РДВ (как и в других частях его обширного ареала). Число хромосом у него мы считаем константным (единичные указания 2n = 28 относятся, несомненно, не к этому, а к близкому виду *A. geniculatus* L.).

Koeleria cristata (L.) Pers., **2n = 14** (С. Ш.). ПК, Октябрьский р-н, окр. с. Ново-Георгиевка, левобережье р. Раздольная, южный склон, остепненный луг, 31 V 1998, № 7647, А. Кожевников, З. Кожевникова. Очень полиморфный голарктический лугово-степной вид, в пределах которого постоянно выявляются (причем с примерно одинаковой степенью частоты) два числа хромосом — 2n = 14 и 28, соответствующие двум уровням плоидности (2x, 4x), но более высокие числа хромосом, приводившиеся в очень обширной литературе, скорее всего, не относятся к *K. cristata*. Систематика этого вида-комплекса еще не достаточно разработана.

Milium effusum L., **2n = 28.** ПК, Чугуевский р-н, южный склон горы Облачная, верховье ключа Гнилой, 28 VII 1996, № 7295, А. Кожевников, З. Кожевникова. Почти голарктический лесной вид (отсутствует на западе Северной Америки). Единственный представитель рода на РДВ и наиболее широко распространенный и изученный в кариологическом отношении как на РДВ, так и за его пределами; единственный тетраплоид в роде *Milium* L. (Пробатова и др., 2000).

Polygonaceae

Truellum dissitiflorum* (Hemsl.) Tzvel. (*Polygonum dissitiflorum* Hemsl.), **2n = 20. ПК, п-ов Муравьева-Амурского (г. Владивосток), Академгородок, в затенении среди кустарников, у дороги, XI 2002, № 8964, Н. Пробатова. Китайско-корейский лесной вид. Редкое растение флоры РФ: едва заходит в пределы РДВ на крайнем юге Приморского края. *T. dissitiflorum* относится к особой секции рода — *Dissitiflora* (Nakai) Tzvel. Это, несомненно, один из древних представителей рода *Truellum* Houtt, о чем говорит и его диплоидное число хромосом 2n = 20.

Ranunculaceae

Pulsatilla turczaninowii Kryl. et Serg., **2n = 16** (С. Ш.). ПК, Ханкайский р-н, с. Комиссарово, останцы вдоль дороги, каменисто-щебнистый южный склон, 25 V 1999, № 7831, А. Кожевников, З. Кожевникова. Очень полиморфный южносибирско-дальневосточный опушечно-луговой вид. Ранее он был исследован в Амурской обл.: 2n = 16 (Волкова, Уланова, 1986), а также в Сибири (Агапова и др., 1993).

Ranunculus japonicus Thunb., **2n = 14** (С. Ш.). ПК, Ханкайский р-н, 3—4 км к югу от пос. Турий Рог, северо-западное побережье оз. Ханка, близ устья Второй Речки, опушка широколиственного леса, 27 V 1998, № 7738, А. Кожевников, З. Кожевникова. Амуро-японский опушечно-луговой вид. На РДВ этот вид был ранее исследован на островах залива Петра Великого в Приморском крае, а также на Сахалине: 2n = 14 (Соколовская и др., 1989). В литературе для *R. japonicus* приводятся числа хромосом 2n = 14, 14 + 0—1B, 16, 28 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993; Index..., 1998). Мы полагаем, что в действительности к *R. japonicus* относится только 2n = 14. Не случайно именно это число хромосом приводят японские, корейские и китайские авторы (Index..., 1981, 1984, 1991, 1998, и др.).

R. sceleratus L. **2n = c. 56.** ПК, Октябрьский р-н, окрестности с. Ново-Георгиевка, берег р. Раздольной, заиленная пойма, 30 V 1998, № 7644, А. Кожевников, З. Кожевникова. **2n = 56.** ПК, Ханкайский р-н, окр. с. Троицкое, берег оз. Ханка, мелководные водоемы между дюнами, в воде, 25 V 1999 г., № 7801, А. Кожевников, З. Кожевникова. Голарктический отмельный вид, достаточно полиморфный и еще далеко не изученный на РДВ. Мы не разделяем мнения о заносном характере *R. sceleratus* на РДВ. Ранее мы исследовали *R. sceleratus* неоднократно в Приморском крае и на Сахалине, и во всех случаях было выявлено только число хромосом 2n = 56 (Пробатова, Соколовская, 1983, 1984; Пробатова и др., 2000, 2001). В литературе же для *R. sceleratus* приводятся числа хромосом 2n = 16, 32 и 64, что соответствует уровням плоидности 2x, 4x, 8x (при x = 8), причем в подавляющем большинстве случаев сообщается 2n = 32 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1990, 1994. 1998). Из Якутии, Прибайкалья и с Алтая сообщали 2n = 64, из Приобья — 2n = 32 и 64, из Красноярского края — 2n = 16 (Агапова и др., 1993). Из Японии и Китая для *R. sceleratus* приводится 2n = 32. У нас есть основания полагать, что дальневосточные популяции с 2n = 56, возможно, представляют особый вид.

Rosaceae

Exochorda serratifolia* S. Moore, **2n = 16 (С. Ш.). ПК, Ханкайский р-н, окрестности пос. Комиссарово, у подножья склона, опушка дубняка, 26 V 1999, № 7827, А. Кожевников, З. Кожевникова. Китайско-корейский скально-лесной вид. Очень редкий вид флоры РФ: едва заходит на РДВ краем своего ареала в двух пунктах российского Приханковья (в одном из них он и был исследован). Представитель небольшого восточноазиатского рода. Сведения о числе хромосом для *E. serratifolia* в литературе не обнаружены. Очевидно, он исследован впервые. Для другого вида (*E. racemosa*) указывают 2n = 18 (Index..., 1991).

Scrophulariaceae

Deinostema violacea* (Maxim.) Yamazaki, **2n = c. 16. ПК, Хасанский р-н, побережье Японского моря в окр. пос. Хасан, Голубиный Утес, приморский луг, 5 IX 1999, № 8025, А. Кожевников, З. Кожевникова. Корейско-японский болотный вид. Редчайшее растение флоры РФ (известен только из двух местонахождений в Хасанском р-не Приморского края). Число хромосом для олиготипного восточноазиатского рода *Deinostema* Yamazaki приводится впервые. В литературе указаны числа хромосом для близких родов *Ilysanthes* Rafin. (2n = 16, 18, 26) и *Gratiola* L. (от 2n = 14 до 90, но чаще других 2n = 16 и 32) (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993; Index..., 1990, 1991).

+*Verbascum thapsus* L., **2n = 36**. ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежное, сорное у дороги между дачными массивами, 2001 г., № 8628, Н. Пробатова. Евросибирско-центральноазиатский вид. Очень редкое заносное растение на РДВ, где он известен только из Приморского края. Впервые исследован на территории РДВ. Полученное число хромосом 2n = 36 наиболее обычно для *V. thapsus*. Изредка выявляется 2n = 34 (см. Хромосомные..., 1969; Index..., 1990), что также наблюдалось и нами.

Verbenaceae

* +*Verbena bracteosa* Michx. (*V. bracteata* auct.), **2n = 14**. ПК, Михайловский р-н, 3 км к северо-востоку от с. Кремово, близ трассы Владивосток—Хабаровск, 5 VIII 1995, № 7249, В. Лапенко. Редкий на РДВ заносный североамериканский вид, известный только из Приморского края. В литературе сведения о числе хромосом для *V. bracteosa* отсутствуют (многие определения хромосом относятся к другому виду, которого нет в Приморском крае — *V. bracteata* Lag. et Rodr.: 2n = 14 и 28). По-видимому, *V. bracteosa* исследован нами впервые.

Violaceae

Viola alisoviana Kiss, **2n = 48**. ПК, Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, берег р. Раздольной, 29 IV 2002, № 8788, А. Кожевников, З. Кожевникова. Амуро-японский луговой вид. У С. К. Черепанова (1995) этот вид синонимизируется с *V. yedoensis* Makino. Следует отметить, что для *V. yedoensis* из Японии и Китая указывается преимущественно 2n = 24 и лишь однажды — 2n = 48 (см. Хромосомные..., 1969; Index..., 1988, 1990, 1996, 2000). На РДВ (в Приморском крае) выявляли 2n = 48, с. 40 (в последнем случае, по-видимому, это также 2n = 48) и однажды — 2n = 24 (Пробатова и др., 2001). Вопрос о видовом статусе *V. alisoviana* нуждается в дальнейшей разработке.

V. dactyloides Schult., **2n = 24**. ПК, Ханкайский р-н, окр. пос. Комиссарово, опушка дубняка, 26 V 1999, № 7825, А. Кожевников, З. Кожевникова. Сибирско-дальневосточный лесной вид. На РДВ исследован впервые. Такое же число хромосом сообщали для *V. dactyloides* из Сибири (см. Пробатова и др., 2001). Других определений хромосом для вида в литературе не найдено. Тетраплоид (4x).

V. dissecta Ledeb., **2n = 24**. ПК, Ханкайский р-н, окр. пос. Комиссарово, останцы, сырой разнотравный луг в нижней части склона, 25 V 1999, № 7826, А. Кожевников, З. Кожевникова. Преимущественно южносибирско-центральноазиатский опушечно-лесной вид, кариологически полиморфный. Для него в Приморском крае (Октябрьский р-н, сопка Сенькина Шапка) уже было известно число хромосом 2n = 48, в Сибири же — неоднократно 2n = 24, а также 40 (см. Агапова и др., 1993; Пробатова и др., 2001).

V. extremiorientalis Worosch. et N. S. Pavlova, **2n = 24**. ПК, Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, по берегу р. Раздольной, 29 IV 2002, № 8790, А. Кожевников, З. Кожевникова. Преимущественно китайско-корейский скально-лесной вид, кальцефит. Ранее был исследован в Хасанском р-не Приморского края (2n = 24 — Пробатова и др., 2001). У Черепанова (1995) он синонимизируется с *V. albida* Palib, для которого из Кореи также известно число хромосом 2n = 24 (см. Index..., 1984).

V. incisa* Turcz., **2n = 48. ПК, Октябрьский р-н, окр. пос. Корфовка, осоково-разнотравный луг с участками кустарников (*Lespedeza bicolor*) и дубового редколесья, 23 V 2001, № 8738, А. Кожевников, З. Кожевникова. Сибирско-дальневосточный скально-прибрежный вид, очень спорадичный на РДВ. Число хромосом исследовано впервые.

V. muehldorfii* Kiss, **2n = 24. ПК, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», дубняк в нижней части склона, 23 V 2000, № 8189, А. Кожевников, З. Кожевникова; п-ов Муравьева-Амурского, окр. г. Владивостока, хр. Океанский, в 2 км от трассы на бухту Лазурную (Уссурийский залив), 29 V 2003 г., № 8983, А. Кожевников, З. Кожевникова. Амуро-корейский лесной вид, распространен очень спорадично на РДВ. Число хромосом исследовано впервые. *V. muehldorfii* оказался тетраплоидом (4x), вопреки ожиданиям и в отличие от двух, также желтоцветковых, но диплоидных (с 2n = 12) видов на РДВ — *V. orientalis* (Maxim.) W. Beck. и *V. xanthopetala* Nakai.

Гербарные образцы исследованных растений хранятся в Гербарии (VLA) при БПИ ДВО РАН, г. Владивосток.

Благодарности

Авторы благодарят И. А. Нестерову, С. В. Прокопенко и В. Т. Лапенко за предоставленные для исследования живые образцы некоторых уникальных, а также редких заносных видов.

Работа выполнена частично при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49455).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae–Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae–Zygophyllaceae*. СПб., 1993, 430 с.

Волкова С. А., Басаргин Д. Д., Горовой П. Г. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 122—123.

Волкова С. А., Уланова К. П. Числа хромосом некоторых видов семейств *Nelumbonaceae* и *Ranunculaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1692.

Гурзенков Н. Н. Исследование хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток, 1973. Вып. 20. С. 47—62.

Кожевников А. Е., Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Эколого-географическая характеристика и числа хромосом некоторых осоковых (*Cyperaceae*) советского Дальнего Востока // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1986. № 13. Вып. 2. С. 57—62.

Пробатова Н. С., Безделева Т. А., Рудыка Э. Г. Числа хромосом, таксономия и распространение дальневосточных фиалок (*Viola*, *Violaceae*) // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 85—124.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Громик С. Л. Кариосистематика рода *Milium* L. и близких родов злаков (*Poaceae*) // Комаровские чтения. Владивосток, 2000. Вып. 46. С. 105—146.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом некоторых видов флоры окрестностей Владивостока (Приморский край) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 168—172.

Пробатова Н. С., *Соколовская А. П.* Новые числа хромосом для сосудистых растений с островов залива Петра Великого (Приморский край) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1655—1662.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом видов семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Orchidaceae*, *Ranunculaceae*, *Vitaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1566—1568.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока и других регионов СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1174—1178.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом видов растений из бассейна реки Раздольная (Суйфун) в Приморском крае // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 102—107.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений: исследование флоры Приморского края // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1966. Т. 1. Вып. 3. С. 92—106.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов флоры советского Дальнего Востока из семейств *Actinidiaceae*, *Aristolochiaceae*, *Fabaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 268—271.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Index to plant chromosome numbers 1975—1978 / Ed. by Goldblatt P. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1981. Vol. 5. 553 p.

Index to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by Goldblatt P. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1984. Vol. 8. 427 p.

Index to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by Goldblatt P. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1985. Vol. 13. 224 p.

Index to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by Goldblatt P. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p.

Index to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1990. Vol. 30. 243 p.

Index to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1991. Vol. 40. 238 p.

Index to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1994. Vol. 51. 267 p.

Index to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1996. Vol. 58. 276 p.

Index to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1998. Vol. 69. 208 p.

Index to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2000. Vol. 81. 188 p.

SUMMARY

Chromosome numbers of 35 species of vascular plants from the Primorsky Territory (southern part of the Russian Far East) are presented, for 12 of them chromosome counts having been made for the first time. Among the species studied, there are some endemics and rare species of the Russian Far East indigenous flora, and some invasive species.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© И. А. Губанов

Ю. Е. АЛЕКСЕЕВ, С. А. БАЛАНДИН, М. Г. ВАХРАМЕЕВА. РАСТЕНИЯ ТУНДРЫ. М.: КЛАССИК СТИЛЬ, 2003. 208 С.

I. A. GUBANOV. (A REVIEW) *Yu. E. ALEXEEV, S. A. BALANDIN, M. G. VAKHRAMEEVA.* TUNDRA PLANTS. MOSCOW, 2003. 208 P.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, биофак, Гербарий
E-mail: balandin@herba.msu.ru
Поступила 09.12.2003

На российском книжном рынке появилась новая книга под незатейливым названием «Растения тундры», написанная авторитетными сотрудниками кафедры геоботаники Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. По своей сути это научно-популярное произведение, рассчитанное на широкую читательскую аудиторию, но оно, как мне кажется, будет востребовано и дипломированными ботаниками в качестве полезного справочника по арктической флоре, почему и хочется привлечь к ней внимание.

Как и полагается, книга открывается кратким «Введением», в котором рассказано о причинах, побудивших авторов взяться за создание этой книги; указано, кем написан тот или иной раздел и т. п. Здесь же сообщается, что в книгу включено около 1/8 части общего числа растений российской тундры.

Сразу хочется похвалить авторов за умелый отбор объектов — естественно, предпочтение отдано наиболее распространенным северным видам, но в то же время охарактеризованы (а главное замечательно нарисованы) и многие аборигены суровейших российских регионов, изображения которых не всегда найдешь в распространенных печатных источниках. Затем следуют 2 короткие, но весьма информативные главы «Природные условия и растительный покров Арктики. Проблемы охраны растительного мира Севера» (с. 6—11) и «Экология и биология тундровых растений» (с. 16—20), написанные известным тундроведом С. А. Баландиным.

Основной объем книги занимает раздел, в котором описаны по единому плану семейства, роды и виды тундровых растений. Всего в книгу попали представители свыше 50 семейств и более 120 родов; о двухстах с лишним видах растений рассказано в этом справочнике. Семейства сгруппированы по отделам (плаунообразные, хвощеобразные и т. д.), которые расположены в порядке системы, а семейства внутри отделов, роды внутри семейств и виды внутри родов — по алфавиту русских названий (мне показалось, что внутри покрытосеменных не помешало бы семейства распределить по двум классам: одно- и двудольным). В семейственных характеристиках приведены сведения о численном составе входящих в него таксонов, общей их географии, важнейших морфологических признаках; непременно указывается число видов, известных в российской Арктике. Родовые характеристики более произвольные, от достаточно подробных (например, для *Carex*) до весьма лапидарных, а в некоторых семействах (плауновые, селягинелловые, белозоровые, заразиховые, злаки, ивовые, маковые, синюховые, ситниковые и др.) они отсутствуют вообще.

Видовые характеристики в значительной степени достаточно лаконичные, но содержат разнообразную информацию о растениях и хорошо унифицированы. За морфологическим описанием со ссылкой на здесь же помещенный рисунок следует описание ареала вида, его экологических особенностей, приуроченности к определенным экотопам и фитоценозам. Эти сведения авторы сумели подать интересно. Для большого числа видов дополнительно приводятся сведения об онтогенезе и особенностях биологии. Так, для ряда видов *Carex*, *Eriophorum*, *Salix* и некоторых других родов показана полная картина развития растения от семени до семени (это, естественно, вызвало увеличение объема описания вида, но мне показалось вполне оправданным). Если известны какие-либо хозяйственно-полезные свойства данного растения, то о них непременно сообщается. Нередко описание вида дополнено краткими сведениями о родственных или сходных видах. По несколько измененной схеме очень занимательно и одновременно с приведением малоизвестных научных фактов описан взморник морской (*Zostera marina*). В целом, на мой взгляд, у читателя создается довольно четкое представление о том или ином виде растений, чему способствуют, естественно, ботанически безупречные рисунки.

Снова хочется подчеркнуть удачный подбор характеризуемых в книге растений. Скажем, из известных в Арктике 32 представителей рода *Oxytropis* в книгу помещены превосходные изображения *O. gorodrovii*, *O. mertensiana*, *O. nigrescens* — видов, для тундры отнюдь не редких, но далеко не в каждом справочнике найдешь цветные изображения именно этих растений. Из 13 видов горцов, обитающих в тундре, изображены нарисованными такие нечасто попадающиеся, как горец трехкрылоплодный и горец эллиптический; из тимьянов вниманию читателей предлагается вообще наверное впервые публикуемый в цвете тимьян острозубчатый. И конечно же замечательно, что в книге нашли достойное место описания и рисунки таких малознакомых для «несеверного» читателя растений, как *Anemone richardsonii*, *Claytoniella vassilievii*, *Dicentra peregrina*, *Gentiana glauca*, *Lesquerella arctica*, *Pleuropogon sabinii*, *Stellaria ciliatosepala* и др.

Важной составляющей научно-популярных книг являются иллюстрации. Рецензируемое издание включает оригинальные рисунки растений и цветные фотографии тундровых фитоценозов и отдельных видов растений. Рисунки выполнены (естественно, при консультационном участии авторов) профессиональным художником Л. А. Гасиевой, имеющей большой опыт иллюстрирования подобных изданий. На каждом из 139 пронумерованных рисунков изображены растения либо одного вида (таких «монорисунков», по моим подсчетам, 110), либо сгруппировано 2 или несколько видов, и они, таким образом, представляют привычные для ботаников таблицы: двух- и трехвидовых по 11, четырехвидовых — 5, пятивидовых — 1, семивидовых — 1. Рисунки 2 видов папоротников помещены без номеров. Таким образом, всего в книге представлены великолепно выполненные изображения 189 видов сосудистых растений. Показан общий облик каждого вида растения (его «портрет») и диагностические детали: листья, соцветия, цветки и их части, плоды, семена и пр.

К большому сожалению, совсем не повезло цветным фотографиям. Во-первых, их авторство отражено не совсем точной ремаркой на обороте титула книги: «Слайды предоставлены С. А. Баландиным». Эту запись можно понимать как угодно: либо «фото Баландина» (это бы соответствовало истине), либо фотографы другие, а Баландин лишь подобрал фото для книги. Но для пользователя книгой важнее не эти юридические недомолвки, а качество изображения. И вот тут-то приходится вылить даже не ложку, а целое ведро дегтя в бочку с медом — очень скверно воспроизведены отличные по содержанию, очень уместные, информативные снимки. Впечатление такое, что Смоленский полиграфкомбинат, тиражировавший книгу, сделал все возможное, чтобы испортить иллюстрации. Правда, рисунки смотрятся в целом хорошо, хотя и на них не везде цветопередача оказалась на высоте, а вот фотографии (а их немало — 25!) крайне неудачно воспроизведены. Это особенно обидно, потому что оригинальный дизайн книги в целом очень хорош и привлекателен.

Издательство «Классик стиль» выпустило прекрасную книгу. Думаю, что большинство ботаников и многочисленных любителей природы (естественно, я в их числе) желают издательству действительно осуществить создание задуманной многотомной серии «Энциклопедия природы России»; будет очень жаль, если точка будет поставлена сразу на первом томе.

ХРОНИКА

УДК 579.58.002

© А. П. Серегин

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КУРСЫ ГЕРБАРНОГО ДЕЛА В КОРОЛЕВСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ В КЬЮ (ВЕЛИКОБРИТАНИЯ) В 2003 ГОДУ

A. P. SEREGIN. INTERNATIONAL DIPLOMA COURSE IN HERBARIUM TECHNIQUES AT THE ROYAL BOTANIC GARDENS, KEW (UNITED KINGDOM) IN 2003

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, ГСП-2, Воробьевы Горы, Гербарий
Факс (095) 932-88-36
E-mail: allium@hotbox.ru

Поступила 26.11.2003

Международные курсы гербарного дела 2003 г. проходили со 2 июня по 25 июля в Гербарии Королевского ботанического сада Кью (Великобритания). В курсах участвовали представители 12 стран, в том числе и России. Дается краткое изложение программы Курсов (лекции, практические занятия, экскурсии) и обсуждаются их итоги. Также представлен обзор ботанических экскурсий по Британским островам (Корнуолл, Шотландия, Северная Ирландия и др.), совершенных автором.

Ключевые слова: гербарное дело, международные курсы, Великобритания.

Международные курсы гебарного дела (International Diploma Course in Herbarium Techniques) в Гербарии Королевского ботанического сада Кью (Великобритания) по традиции проводятся раз в 2 года. На этот раз они проходили со 2 июня по 25 июля 2003 г. Курсы собрали в пригороде Лондона представителей 12 стран. Организаторы курсов отдали предпочтение в основном сотрудникам небольших Гербариев — учреждений, которые воплощают ботаническую культуру отдельных регионов или небольших государств и остро нуждаются в квалифицированных кадрах. Участниками курсов стали: Monicah Kabelo (Ботсвана), Edgley César (Бразилия), Raymond Walker (Британские Виргинские острова), Nana Felicité (Камерун), Billy Bau (Папуа-Новая Гвинея), Алексей Серегин (Россия), Angela Severin (Сент-Люсия), Alison Mahoney (США), B. Naqqi Manco (острова Теркс и Кайкос), Alifereti Naikatini (Фиджи), Lilian Kidd (Фолклендские острова), J. Homero Vargas (Эквадор). Отметим, что представители Виргинских островов и островов Теркс и Кайкос не имели до этого опыта гербарной работы. В будущем они будут ответственны за создание первых Гербариев у себя на родине.

Большинство участников получили финансирование на поездку в Кью в виде специальных грантов на учебные поездки или в качестве командировок от своих учреждений. Участие небольшого числа слушателей, в том числе представителя России, было поддержано спонсорами.

8 недель были насыщены лекциями, практическими и самостоятельными занятиями, экскурсиями в другие учреждения и на природу. Занятия проходили по будням. Кроме Barrie Blewett, куратора курсов, в проведении занятий участвовали сотрудники Гербария и других подразделений Кью, а также волонтеры и вышедшие на пенсию ботаники.

Первые 2 недели были посвящены в основном введению в практику гербарного дела, принятую в Кью. Ряд лекций в начале курсов был посвящен типам современных гербариев и задачам, стоящим перед ними; зданиям и помещениям, пригодным для хранения гербария; ядохимикатам и вредителям фондов; качеству материалов, применяемых в гербарном деле.

Темы других лекций касались аспектов работы с посетителями Гербариев, а также практики получения и отправки гербарного материала. Была подчеркнута необходимость строгого учета получаемого и отправляемого материала, а также отмечена важность распространения дублетов и быстрого реагирования на запросы о высылке материала во временное пользование. В Кью как одном из ведущих Гербариев мира получением и отправкой материала занимается специальный штат из 5 сотрудников, что делает организацию работы в данном отделе блестящей.

Одна из недель курсов была отдана знакомству с другими ботаническими коллекциями Кью. Прежде всего, это коллекции иллюстраций и слайдов. В Кью такие подборки по отдельным группам растений для удобства хранятся в непосредственной близости от шкафов с гербарным материалом по этой же группе. Кроме того, были продемонстрированы спиртовая и карпологическая коллекции и сборы пальм, хранящиеся в небольших коробках.

Были прочитаны вводные лекции по микологии, определению семейств цветковых растений, составлению чек-листов, ботаническому рисунку и фотографии, сканированию гербарных образцов. Было уделено внимание современным источникам информации, необходимым ботаникам: кроме знакомых монографий и журналов, это рукописные дневники ботаников и списки определений, интернет-сайты и базы данных ботанических учреждений.

Важное значение имели замечательные мастер-классы по отдельным группам растений, проведенные Daniella Zappi (*Cactaceae*), Peter Edwards (*Pteridophyta*), Steve Renvoize (*Poaceae*), Mike Lock (*Fabaceae*), а также курс введения в ботаническую номенклатуру, который прочитал Richard Brummitt.

Последняя неделя перед экзаменом была отдана общим вопросам охраны природы: потеря биологического разнообразия в тропиках; природоохранные модели различных стран; гербарий и экологические проблемы; составление списков охраняемых растений и пр. 3 дня курсов были посвящены решению вопроса о том, как можно использовать гербарные фонды для мероприятий, не связанных напрямую с ботаникой. Подобная тенденция имеет место в некоторых государствах — Гербарии переходят в разряд учреждений (подобно библиотекам), более доступных сторонним людям. В дни празднования 150-летия Гербария Кью каждый желающий из числа посетителей ботанического сада мог стать участником экскурсий по зданию Гербария. Экскурсии сопровождались демонстрацией сбора, сушки и монтировки гербария.

Во время курсов был организован ряд поездок в другие ботанические учреждения Англии. Особенно следует отметить поездку в Wakehuist Place, филиал Кью в 50 км к югу от Лондона, в котором находится банк семян Millenium Seed Bank. На подземных этажах Вэйкхерста расположен большой гербарный шкаф-компактор на несколько сотен тысяч образцов. В него было переведено несколько значительных специальных коллекций из основного фонда Кью, например, большие сборы по родам *Sorghum* и *Viola*. Кроме того, нам удалось посетить Ботанический сад и Гербарии (OXF и FHO) Оксфордского университета; бриологический, альгологический и лихенологический отделы Гербария Британского музея (BM); сад Челси — старейший ботанический сад Англии. Было организовано посещение различных отделов Королевского ботанического сада: музея этноботаники, Jodrell Laboratory, палинологической лаборатории.

Большинство участников курсов свободно владели английским языком. Тем не менее, русское издание английского учебника,[1] который используется на курсах, оказалось полезным. Недавно английское издание было переведено также на китайский язык.

Система баллов, которыми оценивались успехи участников курсов, была многоуровневой. Первые баллы были получены по прошествии 3 недель за сбор, сушку и этикетирование собранного в окрестностях Лондона гербарного материала. Следующая оценка, спустя 2 недели, выставлялась за монтировку этих гербарных образцов (автор предпочел стандартное, принятое в России, наклеивание полосок англо-американскому сплошному наклеиванию). Уже в конце курсов вместе с оценкой за экзамен (несколько десятков тестовых вопросов) была также объявлена оценка за письменное задание. Все задания оценивались по 100-балльной шкале, за исключением монтировки, за которую выставлялись обычные школьные оценки.

Письменное задание заключалось в разработке плана по созданию гербария на вымышленном островном государстве в Индийском океане (несколько севернее Мадагаскара). Перед участниками была поставлена задача: с учетом разумных затрат продумать и изложить предложения по архитектуре здания современного Гербария, функционированию его основных подразделений, штатному расписанию сотрудников. Опираясь на данные по флоре соседних государств и истории ее изучения, необходимо было указать, какие зарубежные Гербарии могли бы оказать помощь в обмене гербарными материалами и при организации совместных экспедиций. Одним из основных вопросов письменного задания был прогноз роста гербарных фондов на ближайшие 5 лет с учетом рассылки дублетного материала.

Во время курсов совместно с ботаниками из Фиджи и Папуа-Новой Гвинеи автор совершил несколько одно-двухдневных ботанических экскурсий в ряд мест Соединенного Королевства. Нам удалось сделать сборы в Корнуолле (от мыса Конец Земли до г. Сент-Айвз), Западной Шотландии (оз. Лох-Ломонд), Северной Ирландии (оз. Лох-Ней), окрестностях Портсмута, графстве Суррей. Основную часть материала удалось обработать в последние дни пребывания в Великобритании, пользуясь консультациями коллег из Кью. Помощь в определении семейств *Cyperaceae* и *Juncaceae* оказал David Simpson, определение злаков взял на себя Tom Cope. Небольшой материал по роду *Rubus* был передан для обработки в Британский музей для David Aellen. Собранный в Великобритании летом 2003 г. гербарный материал (около 550 образцов) передан в Гербарий им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW).

По окончании курсов у автора была замечательная возможность в течение 7 дней ознакомиться с общим и европейским отделами Гербария высших растений Британского музея (BM). В результате, к описанию намечено несколько разновидностей и 1 вид рода *Allium* (sect. *Allium*) из Марокко.

Благодарности

От лица участников курсов выражаю благодарность за организацию Международных курсов гербарного дела летом 2003 г. директору Королевского ботанического сада, хранителю Гербария, организаторам курсов из отдела образования Barrie Blewett, Colin Clubbe, Pat Liz de Keyser Griggs и всем сотрудникам, оказавшим

---

[1] Гербарное дело: Справочное руководство. Русское издание / Под ред. Д. Бридсон и Л. Формана. Пер. с англ. под ред. Д. В. Гельтмана. Кью: Королевский ботанический сад, 1995. 341 + 16 с.

поддержку курсам. Нельзя не выразить самой теплой признательности кураторам сектора однодольных Paul Wilkins и David Simpson за помощь в работе по роду *Allium*. За поддержку, которую я нашел в Британском музее, благодарю главу отдела высших растений Charlie Jarvis и сотрудника того же отдела Steve Cafferty.

SUMMARY

The International Diploma Course in Herbarium Techniques took place from June 2 to July 25 2003 at the Royal Botanic Gardens, Kew (United Kingdom). Participants were representatives of 12 countries, including Russia. The article gives a brief outline of the Course programme and results, as well as a review of the author's botanical trips on the British Isles.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 7)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Silene assyriaca Hausskn. et Bornm. ex Lazkov **sp. nov.**	1179
Adenophora probatovae A. E. Kozhevnikov **nom. et stat. nov**	1210

К ст. В. Ф. Тарасевич и П. И. Токарева, с. 1051

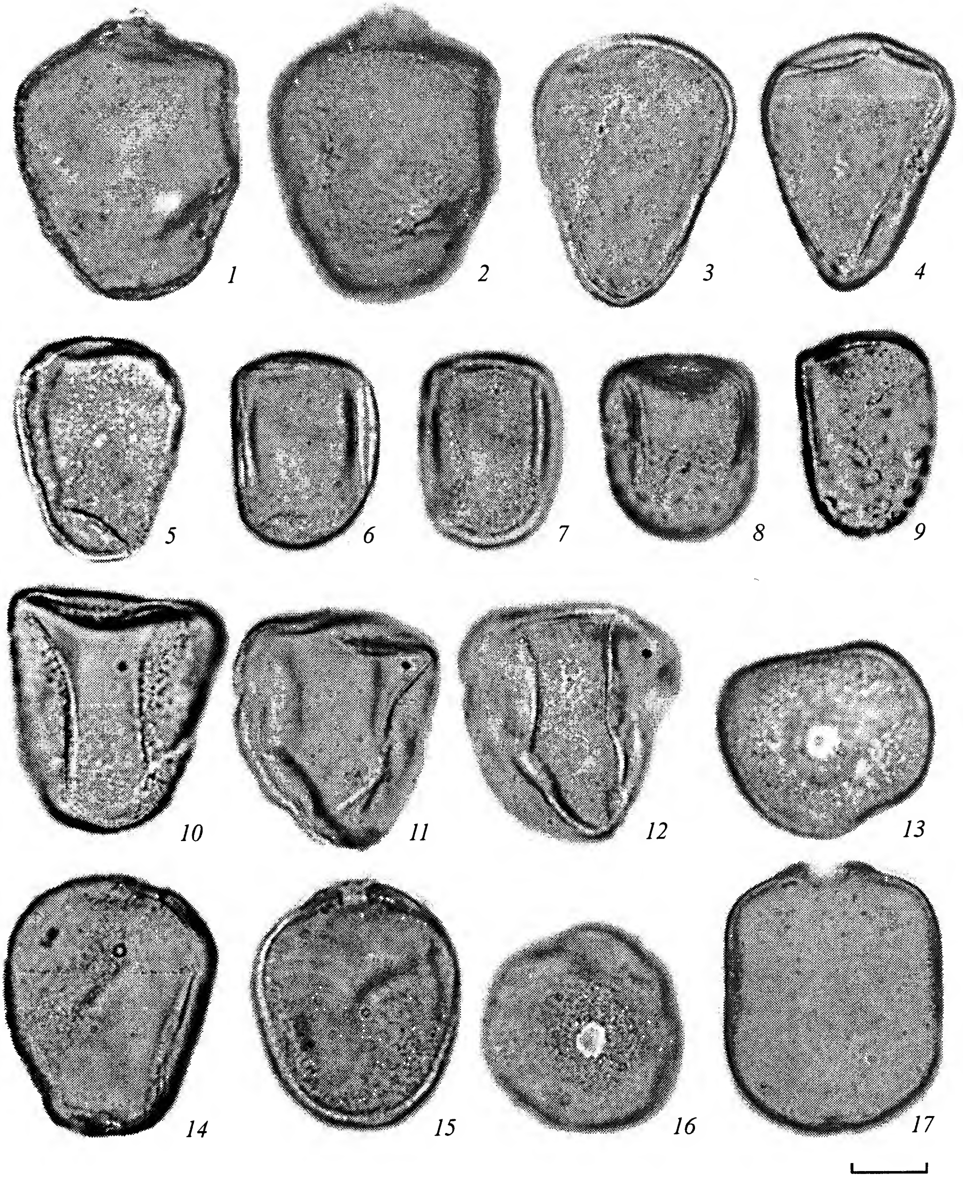


Таблица I. Общий вид пыльцевых зерен *Lagenocarpus*, *Cephalocarpus*, *Microdracoides* и *Coleochloa* в СМ.

1, *2* — *Lagenocarpus adamantinus*; *3*, *4* — *L. minarum*; *5*—*9* — *L. ciliatus*; *10* — *L. campestris*; *11*, *12* — *Cephalocarpus dracaenula*; *13*, *17* — *Coleochloa abyssinica*, *14*—*16* — *Microdracoides squamosus*; *1*—*12*, *14*, *15*, *17* — вид сбоку; *13*, *16* — вид со стороны верхушечной поры; *8*, *9* — в области узкого конца пыльцевого зерна видны редкие крупные бугры. Масштабная линейка: *1*—*17* — 10 мкм.

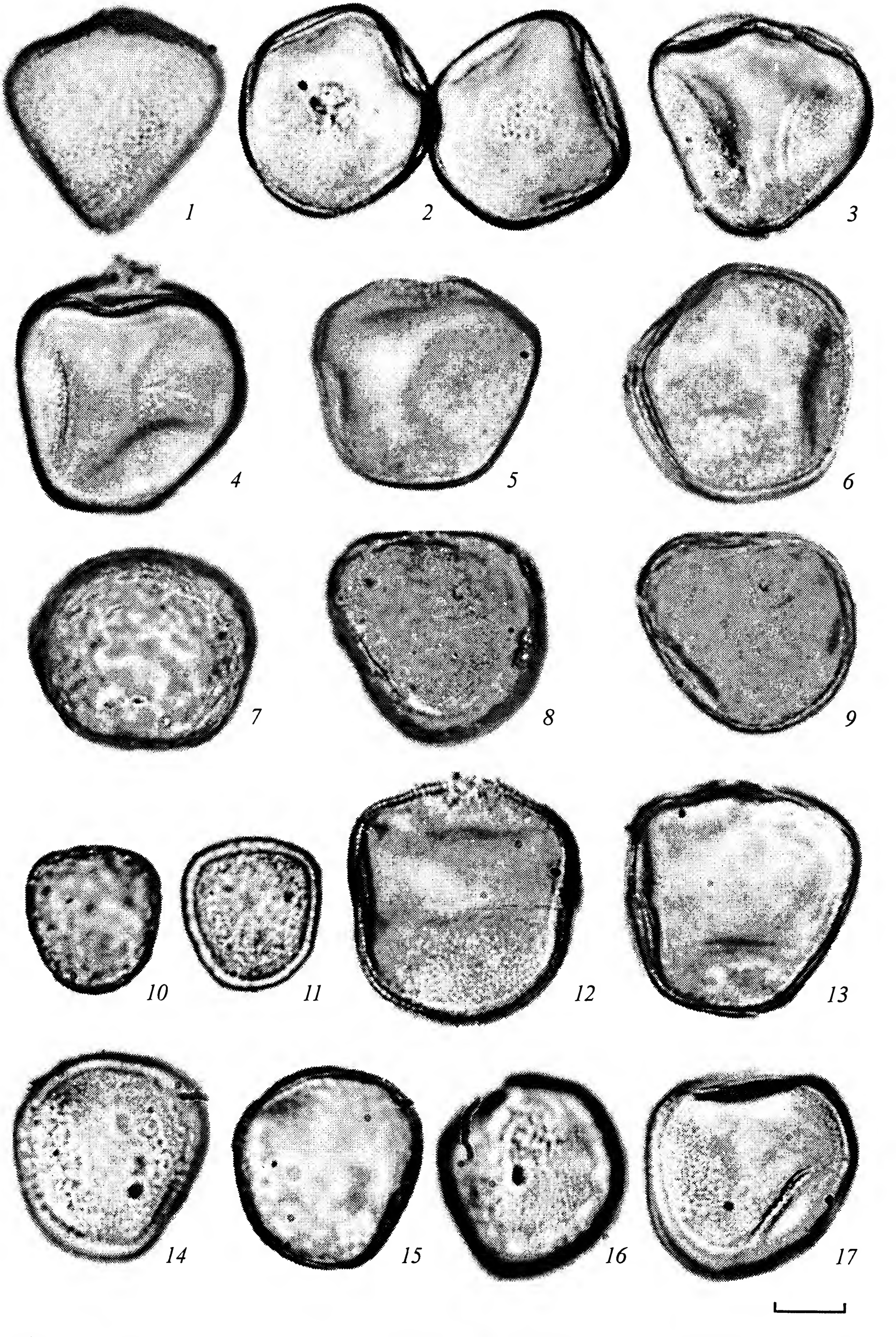


Таблица II. Общий вид пыльцевых зерен *Scleria*, *Bisboeckelera*, *Becquerelia* и *Diplacrum* в СМ.

1, *2* — *Scleria caricina*; *3* — *S. reticularis*; *4—6* — *S. arundinacea*, *7—9* — *Bisboeckelera irrigua*; *10*, *11* — *Becquerelia* sp.; *12* — *Diplacrum longifolium*; *13*, *17* — *Bisboeckelera bicolor*; *14—16* — *Diplacrum caricinum*. *1*, *3*, *5*, *7—15*, *17* — вид сбоку; *2*, *6*, *16* — вид со стороны поры. Масштабная линейка: *1—17* — 10 мкм.

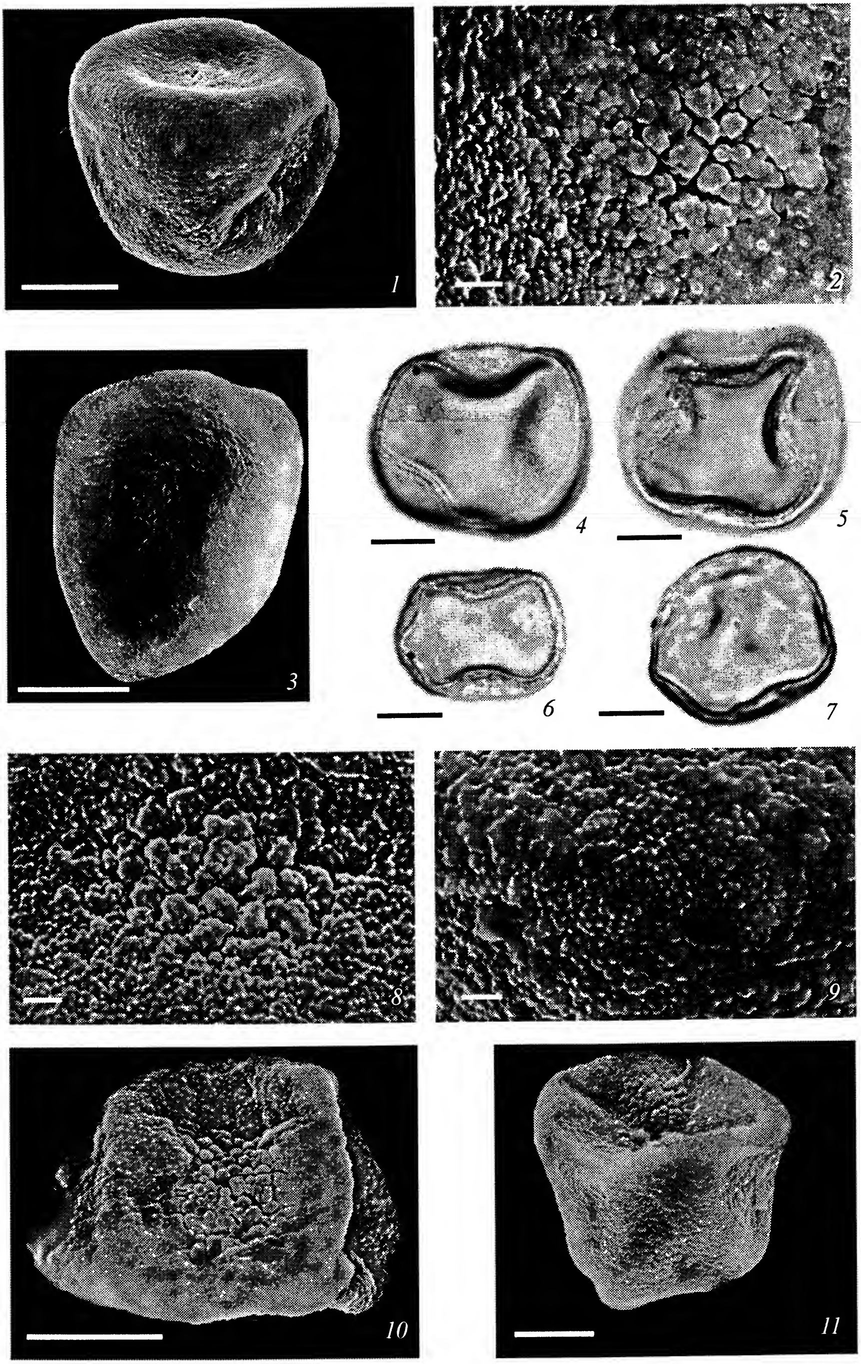


Таблица III. Общий вид пыльцевых зерен *Calyptrocarya monocephala* и *C. glomerata* (СМ), *Scleria reticularis*, *S. barteri*, *S. arundinacea* и *Bisboeckelera irrigua* (СЭМ).

1, 2 — *Scleria reticularis*; *3, 9* — *S. barteri*; *4, 5* — *Calyptrocarya monocephala*; *6, 7* — *C. glomeratula*; *8, 11* — *Scleria arundinacea*; *10* — *Bisboeckelera irrigua*. *1, 3, 10, 11* — общий вид в СЭМ; *2, 8* — апертуры с крупнобугорчатой мембраной; *4—7* — общий вид, шаровидные пыльцевые зерна в СМ; *9* — деталь скульптуры. Масштабная линейка: *1, 3—7, 10, 11* — 10 мкм; *2, 8, 9* — 1 мкм.

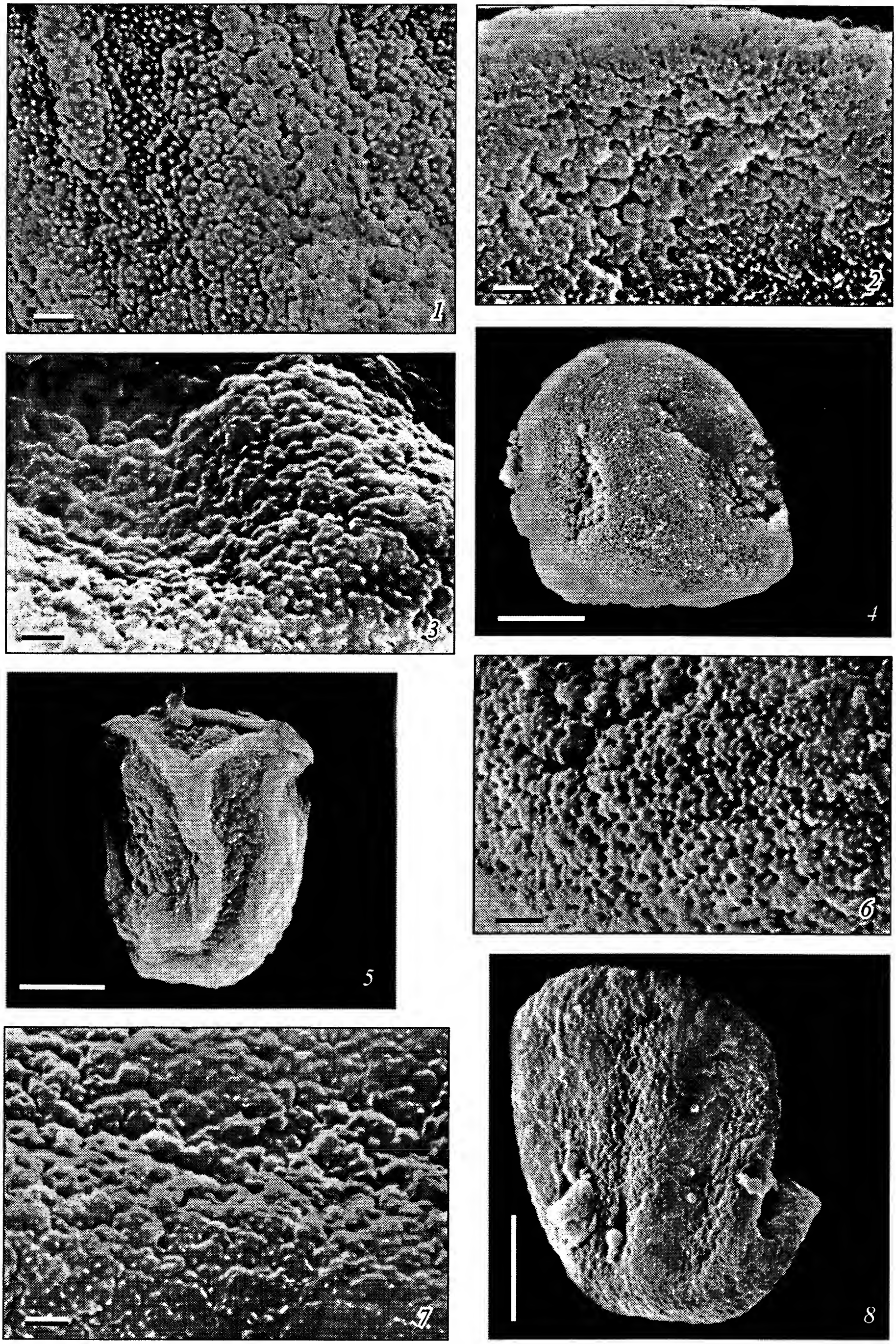


Таблица IV. Общий вид пыльцевых зерен в СЭМ.

1 — *Cephalocarpus dracaenula* (деталь скульптуры); *2* — *Lagenocarpus ciliatus* (деталь скульптуры с небольшой нечеткой верхушечной апертурой); *3* — *L. adamantinus* (деталь скульптуры); *4*, *6* — *L. minarum* (*4* — общий вид, *6* — деталь скульптуры); *5* — *L. campestris* (общий вид); *7*, *8* — *L. rigidus* (*7* — деталь скульптуры с фрагментом апертуры, *8* — общий вид). Масштабная линейка: *1*—*3*, *6*, *7* — 1 мкм; *4*, *8* — 10 мкм.

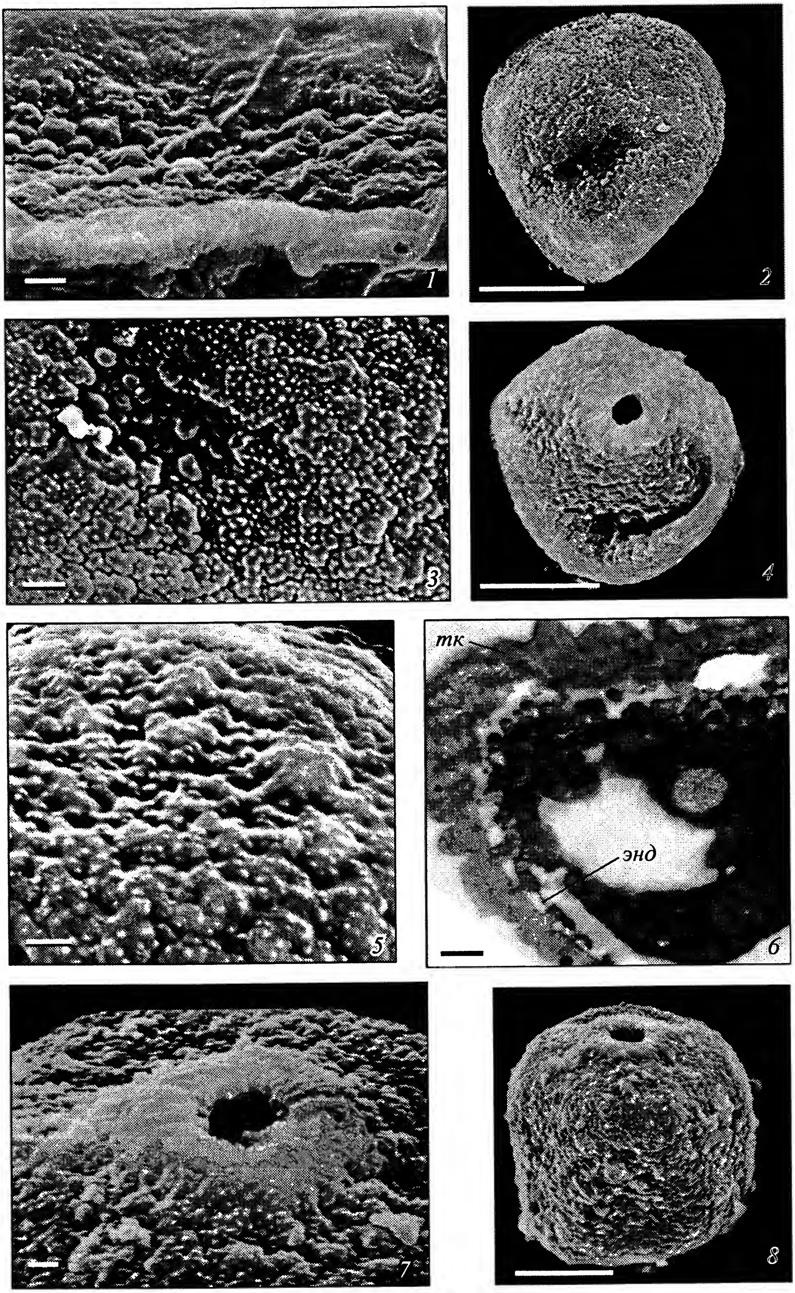


Таблица V. Пыльцевые зерна (п. з.) в СЭМ (*1—5*, *7*, *8*) и ультратонкий срез экзины в ТЭМ (*6*).

1 — ***Lagenocarpus campestris*** (фрагмент грани пирамидального п. з., видно ребро с неясно выраженной скульптурой и прилегающая к нему узкая, вытянуто-овальная апертура, общий вид табл. IV, *5*); *2*, *3* — ***Cephalocarpus dracaenula*** (*2* — общий вид, видна слегка погруженная боковая апертура, *3* — она же и прилегающая часть поверхности экзины); *4—6* — ***Microdracoides squamosus*** (*4* — общий вид, в плане видна верхушечная округлая апертура, окруженная валиком, *5* — разнобугорчатая поверхность экзины, *6* — ультратонкий срез в предапертурной области. В верхней части п. з. виден толстый тектум, а ниже слой гранул, за счет них и образован валик вокруг апертуры.); *7*, *8* — ***Coleochloa abyssinica*** (*7* — апертура, окруженная толстым валиком, *8* — общий вид). *тк* — тектум, *энд* — эндэкзина. Масштабная линейка: *1*, *3*, *5—7* — 1 мкм; *2*, *4*, *8* — 10 мкм.

К с. 1055

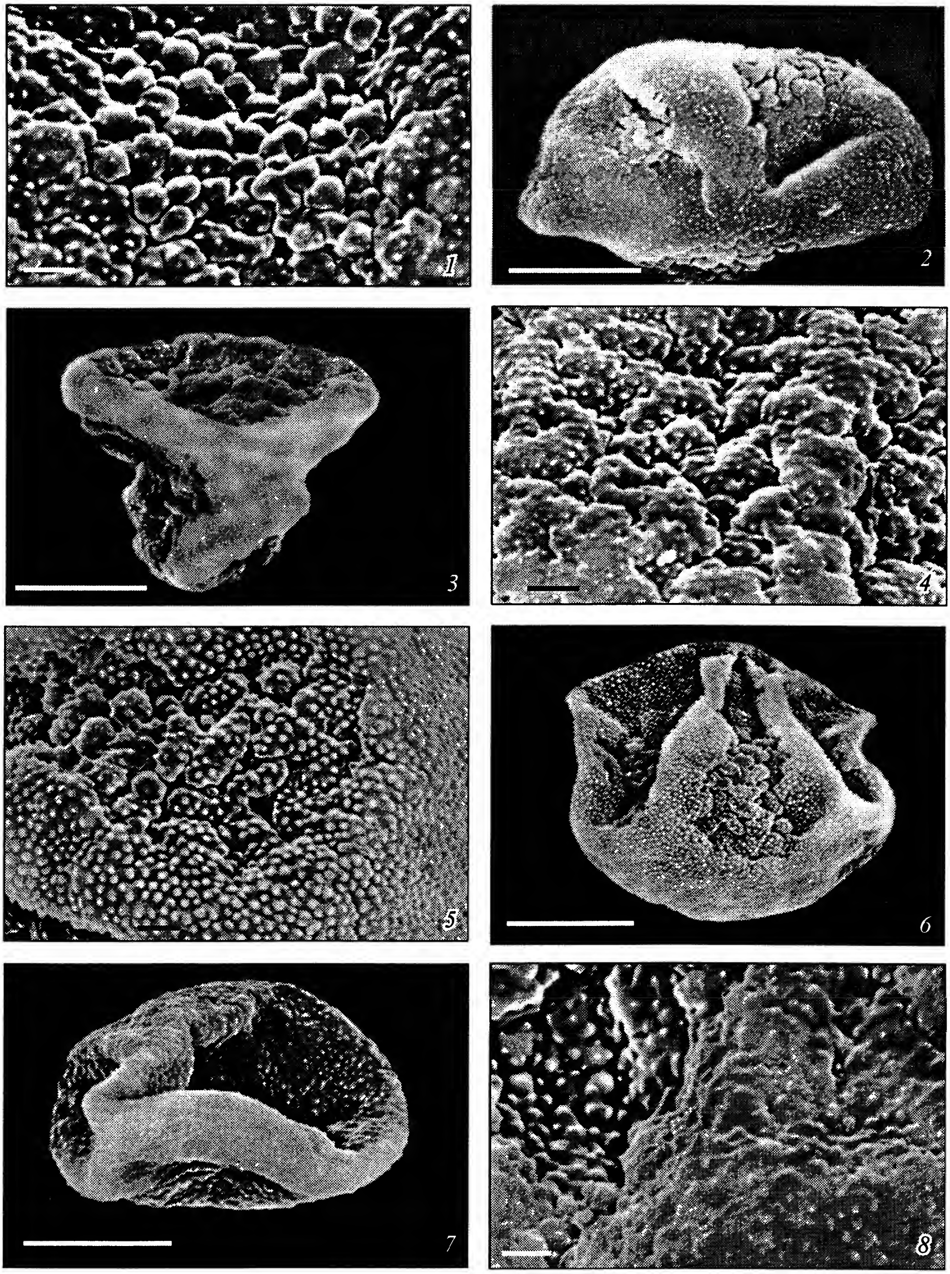


Таблица VI. Общий вид пыльцевых зерен (п. з.) в СЭМ.

1, *2* — ***Bisboeckelera bicolor*** (*1* — апертура, покрытая крупными полушаровидными бугорками, тесно прилегающими друг к другу, *2* — общий вид шаровидного п. з.); *3*, *4* — ***Becquerelia*** **sp.** (*3* — общий вид, видны погруженные апертуры, *4* — деталь крупнобугорчатой скульптуры); *5*, *6* — ***Diplacrum caricinum*** (*5* — деталь скульптуры с апертурой, *6* — общий вид п. з. с 3 отчетливыми, слегка вытянутыми апертурами); *7*, *8* — ***Calyptrocarya monocephala*** (*7* — общий вид, видны в погружениях 3 плохо выраженные апертуры, *8* — деталь мелкобугорчатой скульптуры). Масштабная линейка: *1*, *4*, *5*, *8* — 1 мкм; *2*, *6*, *7* — 15 мкм; *3* — 10 мкм.

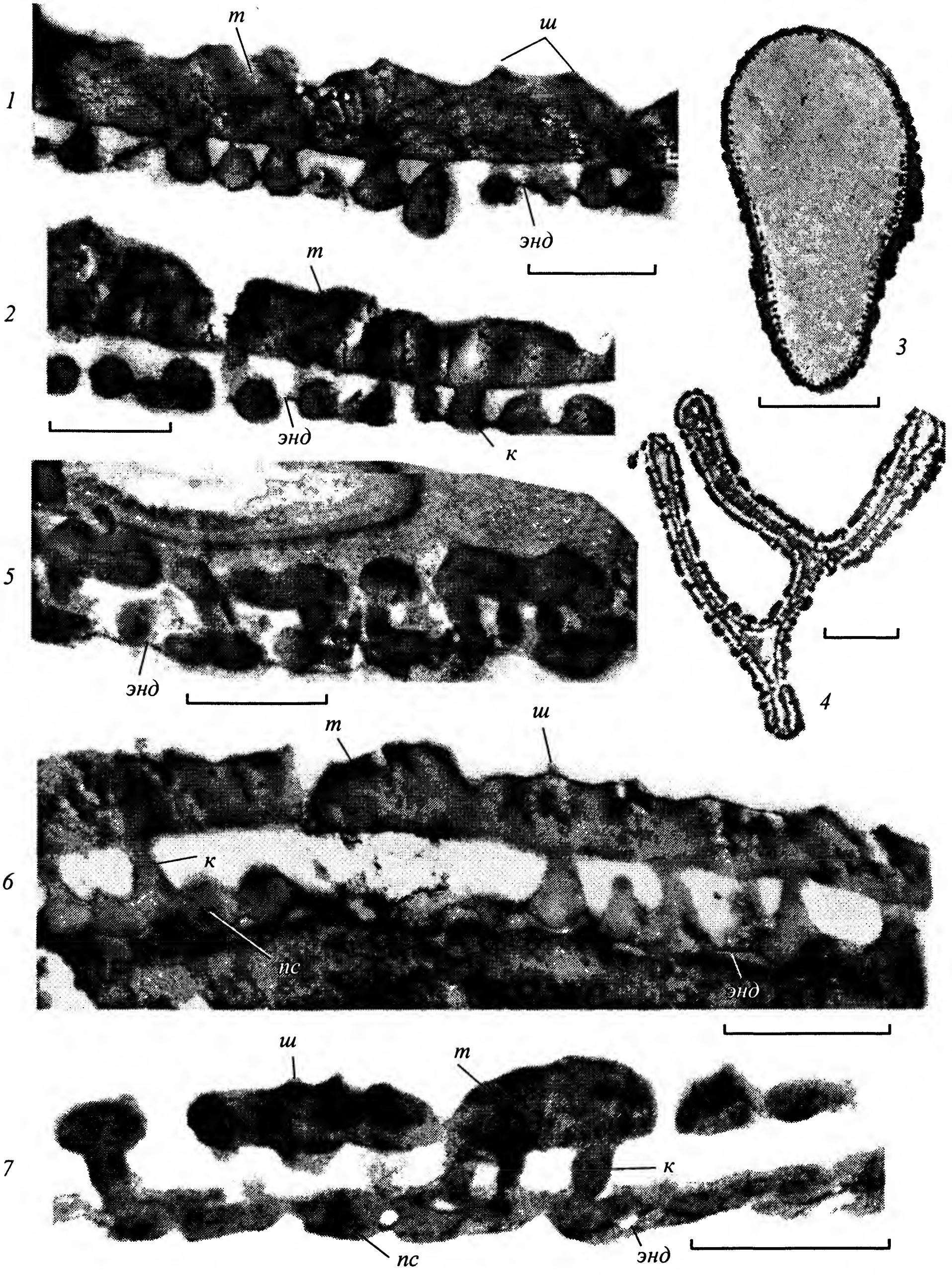
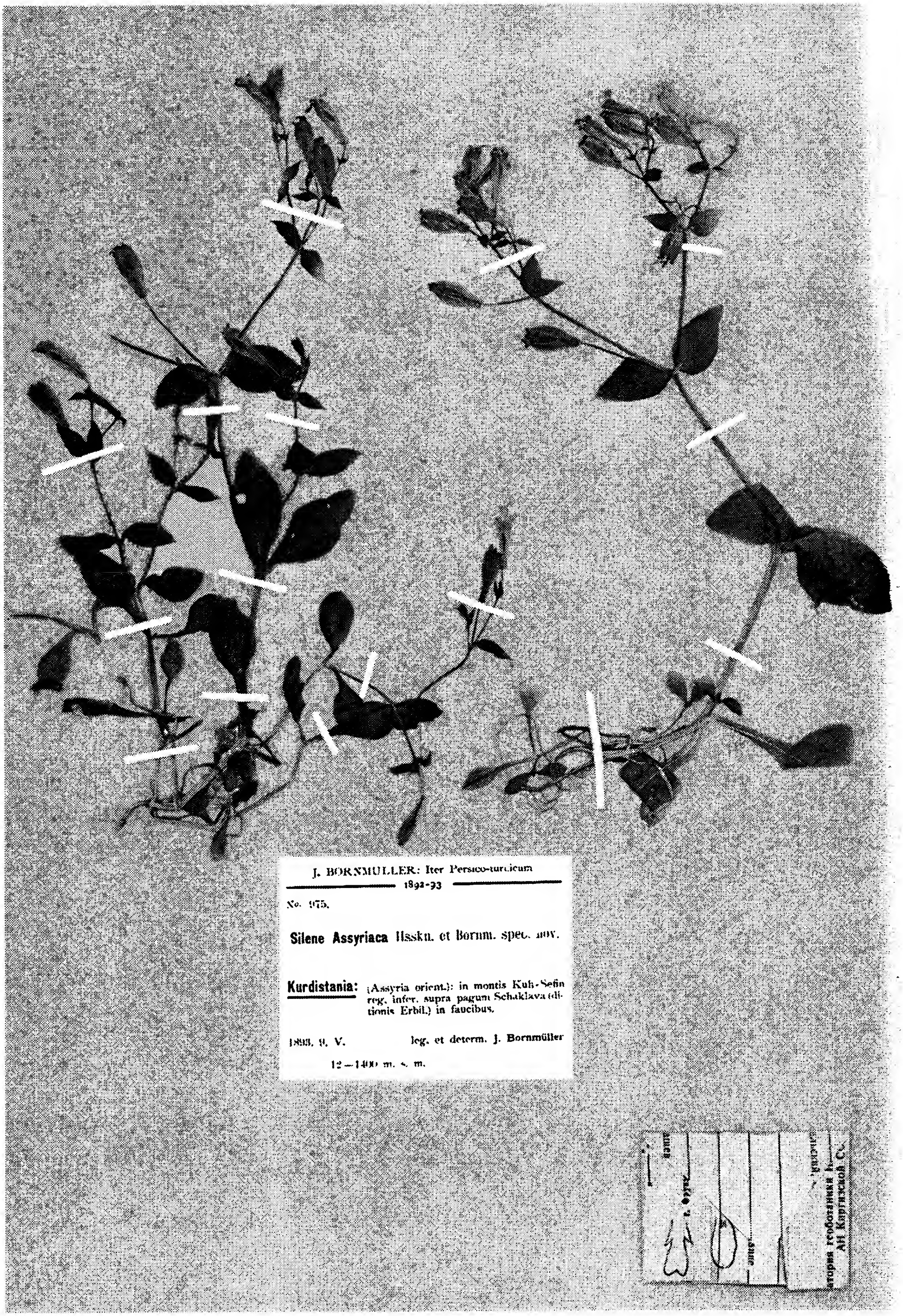


Таблица VII. Строение экзины пыльцевых зерен (п. з.) на ультратонких срезах (ТЭМ).

1, *2*, *3* — *Microdracoides squamosus* (*1*, *2* — срезы через экзину, виден мощный тектум, на поверхности которого изредка встречаются шипики с широкими основаниями, колумеллы короткие, с шаровидными основаниями, не образующими подстилающего слоя, основания колумелл соединяются короткими ламеллами эндэкзины, *3* — общий вид п. з.); *4*, *7* — *Cephalocarpus dracaenula* (*4* — общий вид п. з. на срезе, зерно стерильное, *7* — срез через экзину, виден толстый расчлененный тектум с шипиками на поверхности, толстые ровные колумеллы с основаниями, образующими непрерывный подстилающий слой и подстилающей его снизу эндэкзиной); *5*, *6* — *Lagenocarpus adamantinus* (срезы через экзину неацетолизированного зерна, различим толстый, иногда расчлененный каналами тектум, отчетливые колумеллы шаровидные в основании, образующие подстилающий слой, прослеживается подстилающая его эндэкзина). *к* — колумеллы, *пс* — подстилающий слой, *т* — тектум, *ш* — шипик, *энд* — эндэкзина. Масштабная линейка: *1*, *2*, *5*—*7* — 1 мкм; *3* — 10 мкм; *4* — 7 мкм.

К ст. Г. А. Лазькова, с. 1179



J. BORNMULLER: Iter Persico-turcicum

1892-93

No. 975.

Silene Assyriaca Hsskn. et Bornm. spec. nov.

Kurdistania: (Assyria orient.): in montis Kuh-Sefin reg. infer. supra pagum Schaklava (ditionis Erbil.) in faucibus.

1893. 9. V. leg. et determ. J. Bornmüller

12—1400 m. s. m.

Таблица. Типовой образец *Silene assyriaca.*

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 7)

Page

Tarasevich V. F., Tokarev P. I. Pollen morphology of the subfamily *Sclerioideae* in the connection of its volume and position in *Cyperaceae* 1049

COMMUNICATIONS

Kuznetsov E. A. Euglenous algae (*Euglenophyta*) and their parasites in the area of Kandalaksha Reserve (the White Sea) 1062

Malysheva N. V. The lichens of Pskov. 1. Brief analysis of lichen flora 1070

Goroshkevich S. N., Popov A. G. Shoot morphological structure of the russian *Pinus* species from the group *Cembrae* (*Pinaceae*) 1077

Yarmishko V. T., Yarmishko M. A. The radial increment of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) at the northern limit of its distribution 1092

Ruguzova A. I. Morphological and physiologycal peculiarities in formation of pollen grains and pollination in some introducted species of *Cupressaceae* 1111

Olovyannikova I. N. The dynamics of productivity of vegetation cover in Transvolga clay semidesert 1122

Movsumova F. G. The role of *Chenopodiaceae* representatives in the plant communities of saltwort deserts in Azerbaijan 1137

Yandovka L. F. Cytomixis in meiosis during microsporogenesis in *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*) as related to water regime 1142

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Perestenko L. P. On the typification of the genus *Halosaccion* and the status of the genus *Devaleraea* (*Palmariales*, *Rhodophyta*) 1147

Titov A. N. Mycocalycious fungi (*Lichenes*, *Mycocaliciaceae*) and the key for their determination 1153

Baranova M. V., Mordak E. V. The genus *Prospero* (*Hyacinthaceae*) in the Eastern Europe and the Caucasus 1165

Mikheev A. D. The check-list of Caucasian *Crocus* species (*Iridaceae*) 1176

Lazkov G. A. A new species of the genus *Silene* (*Caryophyllaceae*) from Iraq 1180

FLORISTIC RECORDS

Glazkova E. A. New floristic records on the islands and the northern coast of the Gulf of Finland 1182

Aistova E. V. New adventive species in Amur Region 1188

COLLECTIONS

Bubyreva V. A. Herbarium collections kept at the Department of Botany of St. Petersburg State University (LECB) 1190

CHROMOSOME NUMBERS

Probatova N. S., Rudyka E. G, Kozhevnikov A. E., Kozhevnikova Z. V. Chromosome numbers of some representatives of the flora of the Primorsky Territory 1209

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Gubanov I. A. *Yu. E. Alexeev*, *S. A. Balandin*, *M. G. Vakhrameeva*. Tundra plants. Moscow, 2003. 208 p. 1218

CHRONICLES

Seregin A. P. International Diploma Course in Herbarium Techniques at the Royal Botanic Gardens, Kew (United Kingdom) in 2003 1221

Index of new plant names 1224

«Наука»

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 7)

Стр.

Тарасевич В. Ф., Токарев П. И. Морфология пыльцы представителей подсемейства *Sclerioideae* в связи с его объемом и положением в семействе *Cyperaceae* . . . 1049

СООБЩЕНИЯ

Кузнецов Е. А. Эвгленовые (*Euglenophyta*) и их паразиты в районе Кандалакшского заповедника (Белое море) 1062

Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 1. Краткий анализ лихенофлоры . . . 1070

Горошкевич С. Н., Попов А. Г. Структура побегов у российских видов *Pinus* из группы *Cembrae* (*Pinaceae*) 1077

Ярмишко В. Т., Ярмишко М. А. Радиальный прирост *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) на северном пределе распространения 1092

Ругузова А. И. Морфо-физиологические особенности формирования пыльцевых зерен и опыления у некоторых видов сем. *Cupressaceae* 1111

Оловянникова И. Н. Динамика продуктивности растительного покрова в Заволжской глинистой полупустыне 1122

Мовсумова Ф. Г. Роль представителей семейства *Chenopodiaceae* в растительных сообществах солянковых пустынь Азербайджана 1137

Яндовка Л. Ф. Цитомиксис в процессе мейоза при микроспорогенезе у *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*) в связи с водным режимом 1142

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Перестенко Л. П. О типификации рода *Halosaccion* и статусе рода *Devaleraea* (*Palmariales*, *Phodophyta*) 1147

Титов А. Н. Микокалициевые грибы (*Lichenes*, *Mycocaliciaceae*) и ключ для их определения 1153

Баранова М. В., Мордак Е. В. Род *Prospero* (*Hyacinthaceae*) в Восточной Европе и на Кавказе 1165

Михеев А. Д. Обзор видов рода *Crocus* (*Iridaceae*) флоры Кавказа 1176

Лазьков Г. А. Новый вид рода *Silene* (*Caryophyllaceae*) из Ирака 1180

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Глазкова Е. А. Флористические находки на островах и северном побережье Финского залива 1182

Аистова Е. В. Новые адвентивные виды Амурской области 1188

КОЛЛЕКЦИИ

Бубырева В. А. Коллекции, хранящиеся в Гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB) 1190

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Числа хромосом представителей флоры Приморского края 1209

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Губанов И. А. *Ю. Е. Алексеев, С. А. Баландин, М. Г. Вахрамеева.* Растения тундры. М.: Классик стиль, 2003. 208 с. 1218

ХРОНИКА

Серегин А. П. Международные курсы гербарного дела в Королевском ботаническом саду в Кью (Великобритания) в 2003 году 1221

Указатель новых названий растений 1224

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 7. 1049—1224.